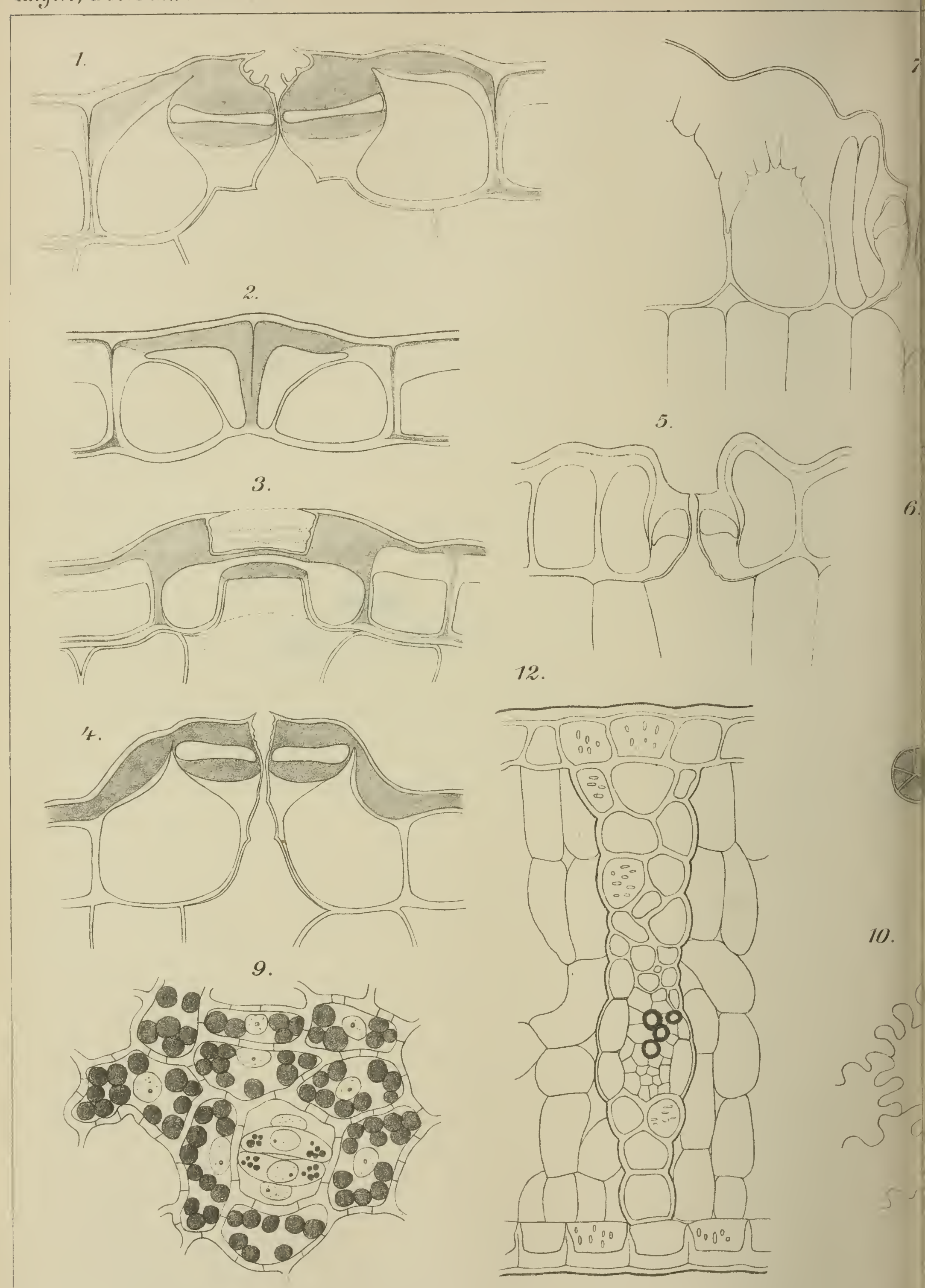
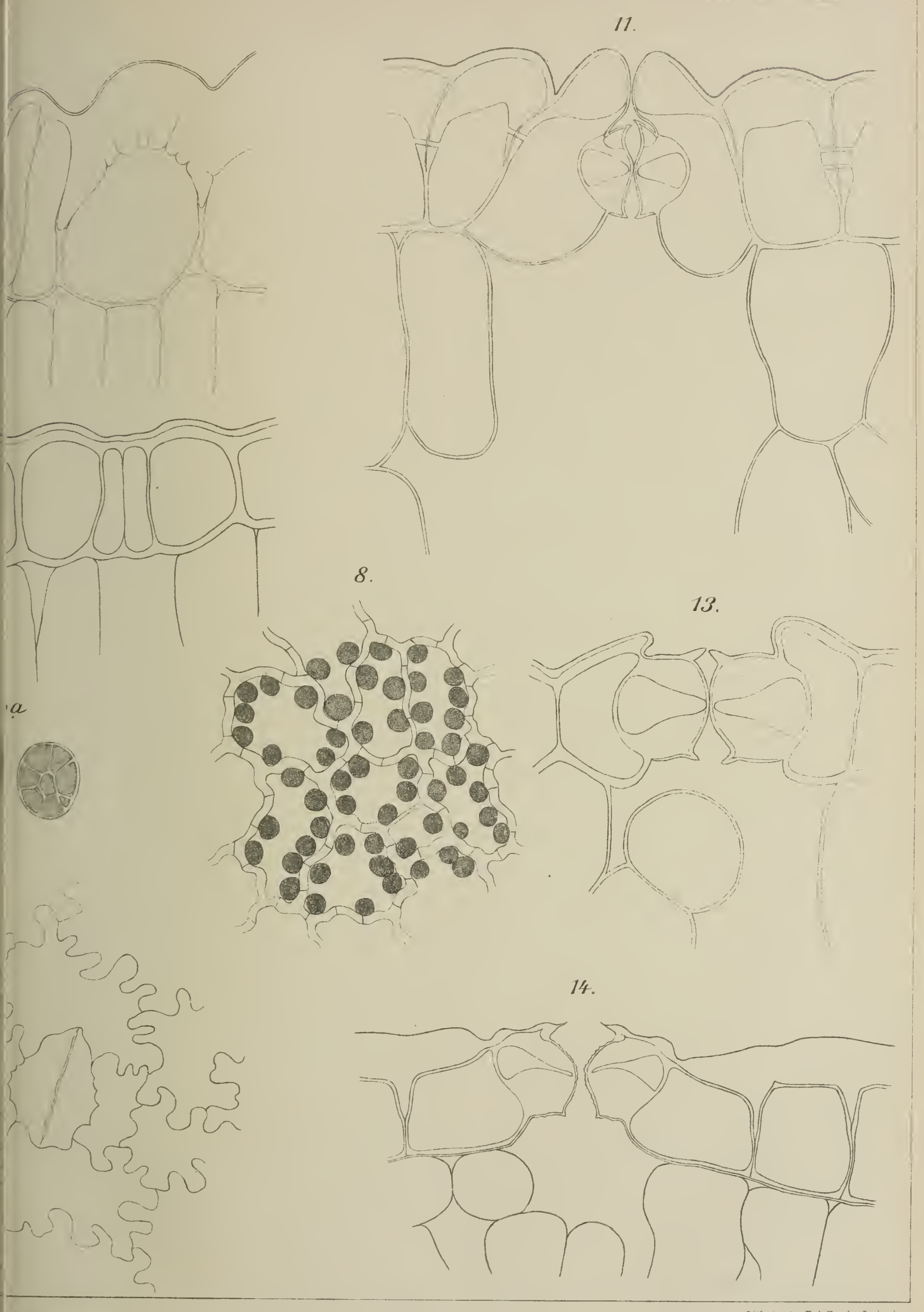


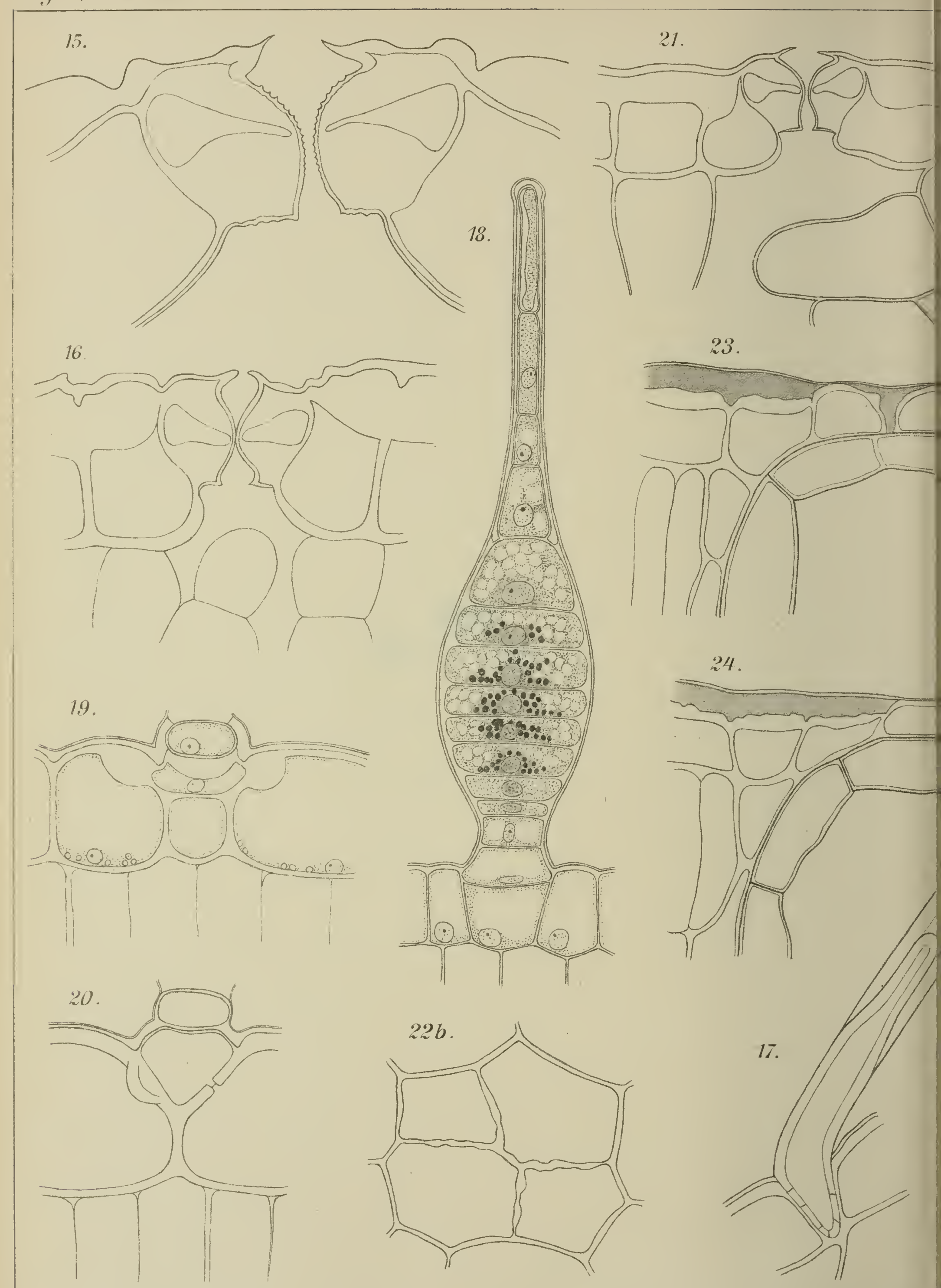
v. Guttenberg gez.

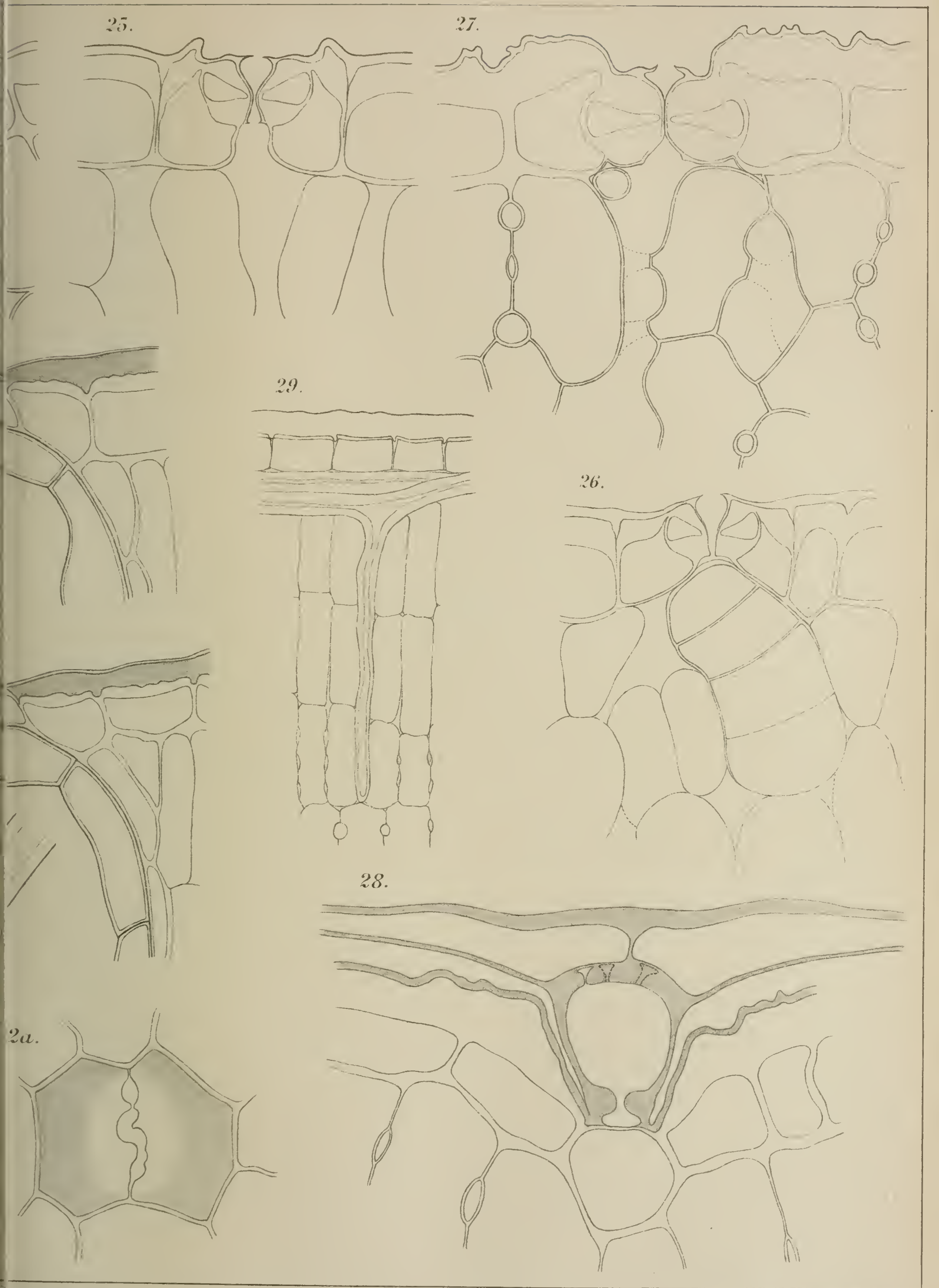
Verlag v. Wilhelm



nann n. Lei, z.q.

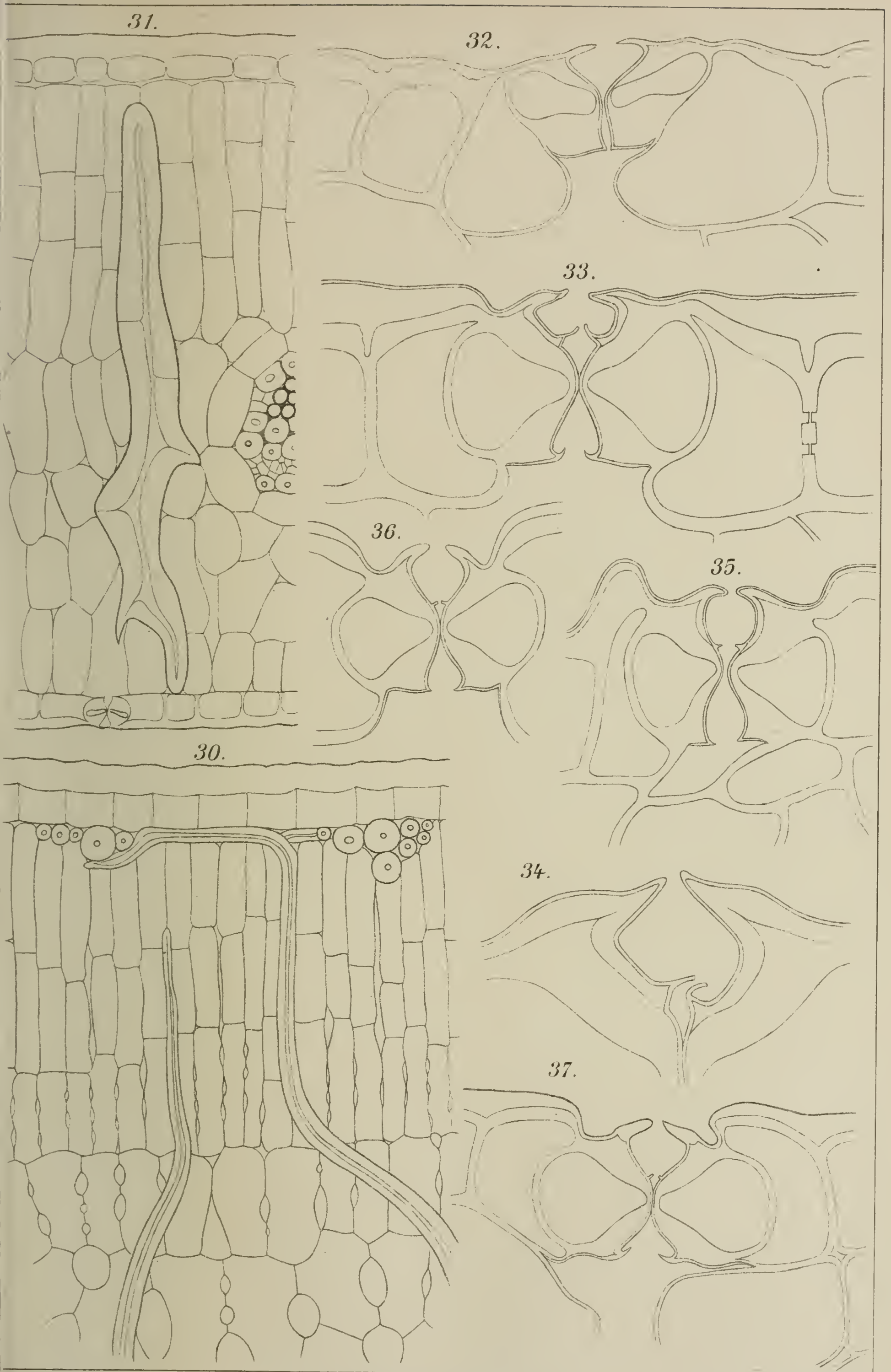
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig


15.
21.
18.
16.
23.
24.
19.
20.
22b.
17.



mann ... Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.



...ttenberg gez. Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das immergrüne Laubblatt der Mediterranflora.

Von

Hermann Ritter von Guttenberg.

Mit Tafel VII—IX.

Einleitung.

Die immergrünen Holzgewächse der Mittelmeerländer, welche der Mediterranflora ihr charakteristisches Gepräge verleihen, waren in der botanischen Literatur wiederholt Gegenstand eingehender Schilderungen.

Vor allem war es die Pflanzengeographie, welche sich mit ihnen beschäftigte. Ich verweise hier nur auf die inhaltsreiche schöne Beschreibung der Mittelmeerflora, welche wir Grisebach[1]) zu verdanken haben, auf die diesbezüglichen Kapitel in Schimpers[2]) Pflanzengeographie und die Monographie, welche Beck[3]) in neuester Zeit den Vegetationsverhältnissen der illyrischen Länder gewidmet hat. In diesen Büchern, sowie vielfach auch anderwärts, wird der xerophile Bau des immergrünen Laubblattes betont und auf die durch die klimatologischen Verhältnisse des Gebietes bedingte Lebensweise zurückgeführt. Doch wurde bisher weder der anatomische Bau der immergrünen Blätter, noch ihr physiologisches Verhalten in den verschiedenen Jahreszeiten einer genaueren zusammenhängenden Untersuchung unterzogen. In der vorliegenden Arbeit sollen einige darauf bezügliche Fragen behandelt werden. Vor allem schien es wichtig, über Transpiration und Assimilation im Frühjahr und Sommer Aufschlüsse zu gewinnen, dann aber die Versuchspflanzen mit besonderer Rücksicht auf diese Funktionen anatomisch zu untersuchen.

Meine Beobachtungen stellte ich auf den Inseln Lussin und Brioni grande an, die dem Inselgebiete der österreichischen adriatischen Küste angehören.

---

1) A. Grisebach, Die Vegetation der Erde. I. Bd. Leipzig 1872. S. 241—391.

2) A. F. W. Schimper, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898, S. 547—555.

3) Beck von Managetta, Günther Ritter, Die Vegetationsverhältnisse der illyrischen Länder. Leipzig 1901.

Die immergrüne Vegetation ist auf beiden Inseln reich entwickelt, besonders üppig auf Brioni, wo, wie auch SCHIFFNER[1]) betont, die mediterrane Flora in so ursprünglicher und prächtiger Entwicklung steht, wie kaum an einem anderen Orte der istrisch-dalmatinischen Küste. Die Untersuchungen wurden im Frühjahr und im Sommer des Jahres 1905 angestellt, und zwar vom 7.—14. April in Lussinpiccolo, vom 16.—21. April und vom 18.—29. Juli in Brioni. Schließlich wurden noch ergänzende Beobachtungen Ende August 1906 in Brioni vorgenommen.

Zur Ausführung der vorliegenden Untersuchung erhielt ich von der philosophischen Fakultät der Universität Graz ein Stipendium aus einer dem Andenken HUBERT LEITGEBS gewidmeten Stiftung zuerkannt. Es war das erstemal, daß diese ihrem Zwecke, Botanikern, welche ihre Ausbildung an der Universität in Graz genossen haben, die Möglichkeit zu weiteren Studien zu verschaffen, zugeführt wurde. Ich erlaube mir, dem Professorenkollegium der philosophischen Fakultät für die Gewährung dieser Unterstützung meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Bevor auf die Untersuchungen näher eingegangen werden kann, scheint es notwendig, einen kurzen Abriß der klimatologischen Verhältnisse des Gebietes zu entwerfen. Ferner sollen einige allgemeine Worte über die immergrüne Buschvegetation der Küstengebiete, die sog. Macchia, vorausgeschickt werden.

Klimatologisches.

Der gemeinsame klimatologische Charakterzug der Mittelmeerländer besteht, um den Worten HANNS[2]) zu folgen, »in der Art der Verteilung der Niederschläge über das Jahr, speziell in der Tendenz zu regenarmen Sommern und Beschränkung der Niederschläge auf die Winter- oder die Frühlings- und Herbstmonate«. HANN bezeichnet die Länder des Mittelmeerbeckens geradezu als »das Winterregengebiet oder besser das Gebiet der regenlosen oder regenarmen Sommer«. Die gesamte jährliche Niederschlagsmenge ist dabei durchaus nicht in allen Teilen desselben eine besonders geringe. FISCHER[3]) gibt als Mittel der Niederschläge des ganzen Gebietes 759 mm pro Jahr an. Für die Ostküste der Adria finden wir bei HANN[4]) dafür folgende Zahlen:

Nördliche Breite	46—45°	45—43°	43—39°
Jährliche Niederschlagsmenge in cm	130	83	128

1) SCHIFFNER, V., Exkursion in das österreichische Küstenland, in Führer zu den wissensch. Exkursionen des II. intern. botan. Kongresses, Wien 1905.

2) HANN, J., Handbuch der Klimatologie, 2. Aufl., Stuttgart 1897, Bd. III, S. 25.

3) FISCHER, TH., Studien über das Klima der Mittelmeerländer, in PETERMANNS Mitteilungen, Ergänzungsbd. XIII. Gotha 1880, S. 11.

4) HANN l. c. S. 29.

Für Lussinpiccolo mit 44° 32′ n. Br. und für Brioni, westlich von Pola mit 44° 52′ n. Br. ergibt sich also die Zahl 83 cm. Da es wünschenswert erschien, für die Orte der Untersuchung selbst genaue klimatologische Angaben zu besitzen, stellte ich dieselben aus den »Jahrbüchern für Meteorologie« [1]) nach den Aufzeichnungen der meteorologischen Station in Lussinpiccolo zusammen. Das für die 5 Jahre 1899—1903 berechnete Mittel der jährlichen Niederschläge betrug 933 mm, also etwas mehr als Hanns Angabe. Für Pola gibt Fischer [2]) weniger, nämlich 711 mm als Durchschnitt von 10 Jahren an. Vergleichen wir damit die jährliche Niederschlagsmenge mitteleuropäischer Gebiete [3]), so finden wir z. B. nach van Bebber [4]) für Deutschland u. a. folgende Zahlen:

	Norddeutsches Tiefland	Mitteldeutsche Bergländer	Süddeutschland	Durchschnitt für ganz Deutschland
cm pro Jahr	61	69	72	71

Nach von Sonklar [5]) besitzt in Österreich-Ungarn das Alpengebiet die größten Niederschläge. Die jährlichen Durchschnittszahlen einiger Kronländer sind:

	Salzburg, Tirol	Steiermark	Dalmatien	Böhmen, Mähren, Schlesien	Durchschnitt für ganz Öst.-Ungarn
cm pro Jahr	115	93	92	64	74

Die jährliche Regenmenge Dalmatiens ist also ungefähr so groß wie die Steiermarks und übertrifft den Durchschnitt erheblich, während z. B. Böhmen einen bedeutend geringeren Niederschlag aufweist. Die Mittel Deutschlands (71 cm) und Österreich-Ungarns (74 cm) stehen unter dem Mittel der Mediterranländer (76 cm), ohne von diesem sehr stark abzuweichen.

Wesentlich verschieden dagegen ist die jährliche Regenverteilung in den verglichenen Gebieten. Die nachfolgende Tabelle enthält die monatlichen Niederschlagsmengen der Jahre 1899—1903, sowie die daraus berechneten Mittel in Millimetern und in Prozenten der Jahressumme für Lussinpiccolo. Vergleichsweise sind nach Hann [6]) die monatlichen Mittel in Prozenten der

1) Jahrbücher der k. k. Zentralanstalt für Meteorologie usw. Jahrg. 1899—1903, Wien 1900—1905.

2) Fischer l. c. S. 54.

3) Hann (l. c. III. S. 144) versteht unter Mitteleuropa: »Das Deutsche Reich mit Einschluß von Russisch-Polen mit Ausnahme des Küstengebietes der Nordsee, Österreich-Ungarn mit Ausnahme der Küstenländer des Adriatischen Meeres und die Schweiz.«

4) J. van Bebber, Die Regenverhältnisse Deutschlands, München 1877.

5) Nach Hann l. c. III. S. 160/161.

6) Hann l. c. S. 29 und 158/59.

Jahressumme für die Ostküste der Adria 45—43° n. Br., für Mitteldeutschland und die österreichischen Alpen danebengestellt.

	Lussinpiccolo							Ostküste der Adria 45—43° n. Br.	Mittel-deutschl.	Österr. Alpen
	Summe der Niederschläge in mm					Mittel in mm	Mittel in %			
	1899	1900	1901	1902	1903	1899—1903	1899—1903	Mittel in % der Jahressumme		
Januar	108	101	28	14	27	58	6	9	6	5
Februar	6	117	36	81	5	49	5	8	6	5
März	63	117	81	138	97	99	11	10	7	7
April	57	206	26	63	79	86	9	6	7	7
Mai	101	40	25	56	30	50	5	6	9	10
Juni	190	43	56	62	51	80	9	6	11	12
Juli	21	20	11	22	27	20	2	3	12	13
August	6	73	47	37	13	35	4	6	11	13
September	130	32	372	35	35	121	12	8	7	9
Oktober	145	164	89	96	53	109	12	12	8	6
November	13	374	38	97	71	119	13	15	8	7
Dezember	82	32	160	18	240	106	11	11	8	6
Jahr	922	1319	969	719	728	933	—	830	—	—

Betrachten wir in dieser Tabelle zunächst die Niederschlagsverhältnisse von Lussinpiccolo, so zeigen die monatlichen Mittel in Millimetern oder in Prozenten der Jahressumme deutlich den Regenreichtum von März bis April einerseits und Oktober bis November andererseits, sowie die große Regenarmut des Juli und August. Vergleichen wir damit die Zahlen, welche Hann für die Ostküste der Adria 45—43° n. Br. angibt, so sehen wir, daß sie mit den ermittelten im wesentlichen übereinstimmen; auch bei Hann ragt im Frühjahr der März, im Herbst der November durch seinen Regenreichtum hervor. Die Trockenheit des Juli und August war in der von mir angegebenen Periode noch größer als in der von Hann studierten, dagegen zeigt der September größere Niederschlagsmengen; diese werden durch den ausnehmend starken Regenfall im Jahre 1901 bedingt. Wie man sieht, schwankt die Regenmenge im September erheblich, was sich daraus erklärt, daß die Herbstregen meist erst Ende September beginnen, und die ersten andauernden Regengüsse manchmal in den September, manchmal aber erst in den Oktober fallen. Für den März ist die Regelmäßigkeit ausgiebiger Niederschläge charakteristisch. Daß die sommerliche Trockenheit oft noch viel weiter gehen kann als in den geschilderten Fällen, lehrt ein Beispiel, das Fischer[1]) für Neapel angibt. Daselbst herrschte im Jahre 1877 vom 10. Juni bis 17. September, also 89 Tage hindurch, völlige Dürre und absolute Regenlosigkeit.

Betrachten wir nun vergleichsweise Mitteldeutschland und die öster-

1) Fischer l. c. S. 13.

reichischen Alpenländer, so finden wir für März und April je 7%, Juli und August 11—13% der jährlichen Niederschlagsmenge. Während also in Mitteleuropa das Regenmaximum eintritt, herrscht im Mittelmeergebiet das Minimum mit 2—4%.

Von großer Wichtigkeit ist ferner für die Vegetation die Zahl der Regentage, auf welche sich die monatlichen resp. jährlichen Niederschlagsmengen verteilen. Die nachstehende Tabelle zeigt die Zahl der Regentage ≧ 0,1 mm für Lussinpiccolo.

	1899	1900	1901	1902	1903	Mittel
Januar	10	10	3	3	6	6
Februar	6	16	10	14	2	10
März	5	12	9	7	6	8
April	10	9	5	5	13	8
Mai	8	11	2	13	8	8
Juni	9	9	7	9	8	8
Juli	4	2	5	2	3	3
August	1	5	7	2	2	3
September	9	2	12	4	5	6
Oktober	8	14	11	6	11	10
November	2	18	6	7	11	9
Dezember	16	3	16	3	16	11
Jahr	82	111	93	75	91	90

Das Mittel der Zahl der Regentage in den 5 Jahren betrug also 90. Fischer[1]) gibt für die Zone der Äquinoktialregen als Mittel von 39 Stationen eine ganz ähnliche Zahl, nämlich 89,4 Regentage an; dem steht nach einer Angabe desselben Autors in Deutschland ein Mittel von 156,5, also eine bedeutend höhere Zahl von Regentagen gegenüber. Die Verteilung derselben in den Jahreszeiten ist nach Fischer in den verglichenen Gebieten folgende.

	Äquinoktialregengebiet	Deutschland
Winter	24,1	39,2
Frühling	25,4	40,1
Sommer	17,4	40,9
Herbst	24,8	36,2

Im Sommer ist die Zahl der Regentage in Deutschland also mehr als doppelt so groß als in den Mittelmeerländern. Betrachten wir in der früheren Tabelle speziell Juli und August, so finden wir durchschnittlich 6 Regentage für 2 Monate mit der Niederschlagsmenge von 55 mm. Dazu ist noch folgendes zu bemerken. Die sommerlichen Niederschläge sind im untersuchten Gebiete stets Regengüsse von außerordentlicher Heftigkeit und meist

1) Fischer l. c. S. 12.

sehr kurzer Dauer. Regentage im eigentlichen Sinne des Wortes kommen hier im Sommer wohl überhaupt kaum vor, der Regen hält nur wenige Stunden an. Die größte Menge des Niederschlages fließt auf dem felsigen, zerklüfteten Kalkboden der istrisch-dalmatinischen Inseln sehr rasch ab. Ferner muß die Verdunstung bei der hohen Temperatur und der verhältnismäßig geringen Luftfeuchtigkeit eine schnelle und ausgiebige sein. Fischer[1]) gibt an, daß die Verdunstungsgröße im Gebiete ohne Ausnahme die gemessene Niederschlagsmenge um das Dreifache und mehr überschreitet. Aus den angeführten Tatsachen geht hervor, daß von der ohnedies geringen sommerlichen Regenmenge nur ein vielleicht kleiner Teil der Vegetation zugute kommen kann.

Im Anschlusse an die Niederschlagsverhältnisse seien einige Angaben über die relative Luftfeuchtigkeit mitgeteilt. Nachstehend finden sich die Mittel für die Monate der Jahre 1899—1903 in Lussinpiccolo.

Januar	76%	August	69%
Februar	76 »	September	75 »
März	74 »	Oktober	77 »
April	72 »	November	72 »
Mai	71 »	Dezember	77 »
Juni	70 »	Jahr	73 »
Juli	68 »		

Wie man sieht, sinkt die Luftfeuchtigkeit im Sommer deutlich. Für die im allgemeinen hohen Zahlen dürfte die Angabe Fischers (l. c. S. 28) eine Erklärung geben, daß bei ganz am Meere gelegenen Stationen der Seewind auch im Sommer feuchte Luft landeinwärts führt. Dadurch wird ein ziemlicher Ausgleich der Luftfeuchtigkeit in den einzelnen Monaten erreicht, während in den Tafelländern des Mediterrangebietes große Schwankungen auftreten. So beträgt z. B. im Campo Major in Spanien das Januarmittel 78%, das Julimittel dagegen nur 37%. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß die gleichmäßigere Luftfeuchtigkeit der Küstenstriche an dem üppigeren Gedeihen der Vegetation daselbst mitbeteiligt ist.

Schließlich muß noch mit einigen Worten auf die Temperaturverhältnisse des Gebietes eingegangen werden. Nebenstehend führe ich die monatlichen Temperaturmittel im Durchschnitt der Jahre 1899—1903 für Lussinpiccolo an. Vergleichsweise sind einige Zahlen von Berlin und Wien[2]) danebengestellt. Die Zahlen bedeuten Celsiusgrade.

Während also in Mitteleuropa das Maximum der Temperatur mit dem Maximum an Niederschlägen im Sommer zusammenfällt, wodurch natürlich für die Vegetation zu dieser Zeit ungemein günstige Bedingungen geschaffen werden, trifft in den Mittelmeerländern das Maximum der Temperatur mit dem Minimum der Niederschläge zusammen. Dagegen herrschen zur Zeit

1) Fischer l. c. S. 29.

2) Nach Hann l. c. III. S. 146 u. 149.

der Frühjahrsregen verhältnismäßig niedere Temperaturen. In welcher Weise die klimatologischen Verhältnisse den Gang der Vegetation beeinflussen, wird später auszuführen sein. Hier seien nur noch die Temperatur-Extreme im Gebiete besprochen. Dieselben sind für Lussinpiccolo nach Hann[1]): mittleres Maximum 33,9°, mittleres Minimum — 1,2°; doch kommen auch bedeutend tiefere Temperaturen vor, wie z. B. im Jahre 1903, wo im Januar die Temperatur in Lussinpiccolo auf — 5,0° sank. Daß solche oder auch noch tiefere Temperaturen der immergrünen Vegetation verhältnismäßig wenig schaden, ist bekannt. Ich verweise diesbezüglich auf die Beobachtungen, welche Kraus[2]) über die immergrüne Vegetation Italiens im Winter 1879—80 gemacht hat, in welchem die »Temperatur in Oberitalien — 12° erreichte und oft genug um 8—10° (unter Null) schwankte.« Kraus kommt dabei zu folgendem Ergebnis: »In der Tat ist es eine sehr merkwürdige und unerwartete Erscheinung, daß sich trotz der enormen und andauernden Kälte die Blätter der immergrünen Vegetation erhalten haben.« Eine weitere Besprechung dieser Frage findet sich bei Beck[3]).

Monatliche Temperaturmittel.

	Lussin	Berlin	Wien		Lussin	Berlin	Wien
Januar	8,2	0,1	1,2	August	23,2	—	—
Februar	8,7	—	—	September	20,5	—	—
März	9,4	—	—	Oktober	16,9	9,5	10,5
April	12,7	8,5	10,0	November	12,2	—	—
Mai	16,9	—	—	Dezember	9,3	—	—
Juni	20,7	—	—	Jahr	15.2	9,1	9,7
Juli	23,7	19,0	20,4				

Die charakteristischen Lokalwinde des Gebietes sind die Bora und der Scirocco. Eine eingehendere Besprechung derselben ist hier nicht am Platze und ich verweise diesbezüglich auf die Ausführungen Hanns (l. c. S. 47—50). Bemerken möchte ich nur, daß die von NNE, NE oder ENE wehende Bora durch ihre große Trockenheit, im Winter auch durch ihre Kälte, der Vegetation gefährlich wird, während der sehr feuchte aus SE kommende Scirocco dieselbe günstig beeinflußt. Nach eigenen Beobachtungen konnte ich feststellen, daß dem Scirocco eine relative Luftfeuchtigkeit von 70—90% und mehr entspricht, während diese bei Bora bis auf 40% sinken kann und meist zwischen 45—60% schwankt. Durch ihre mitunter außerordentliche Heftigkeit können beide Winde, besonders aber die Bora, große Verwüstungen anrichten.

1) Hann l. c. S. 94.

2) Kraus, Die immergrüne Vegetation Italiens im Winter 1879/80. Sitzungsber. der Naturf. Ges. zu Halle am 24. April 1880.

3) Beck l. c. S. 108—115.

Die Macchia.

Die beschriebenen klimatologischen Verhältnisse, vor allem das Zusammenfallen des Temperaturmaximums mit dem Niederschlagsminimum und die dadurch bedingte sommerliche Dürre, sowie der Regenreichtum und die verhältnismäßig hohen Temperaturen des Spätherbstes und Winters, sind für den Gang der Vegetation im Gebiete bestimmend. Sie ermöglichen einerseits eine Fortentwicklung der Pflanzen im Winter, hemmen aber andrerseits das sommerliche Gedeihen derselben. Es gibt also zwei Perioden im Jahre, in welchen die Lebenstätigkeit der Pflanzen herabgesetzt ist, es tritt bis zu einem gewissen Maße eine Winter- und eine Sommerruhe ein, von denen aber keine den Gang der Vegetation so völlig unterbricht, wie der Winter in Mitteleuropa. Wie sich die annuellen Pflanzen und ausdauernden Kräuter (Stauden) zu diesen Außenbedingungen verhalten, wurde nicht näher untersucht. In Kürze sei nur bemerkt, daß die Mehrzahl der ersteren zu Beginn der sommerlichen Dürre bereits bis zur Samenreife vorgeschritten ist und abstirbt, während letztere zum großen Teile unterirdische Zwiebeln, Knollen oder Rhizome besitzen und um diese Zeit einziehen. Nur eine geringe Anzahl von Kräutern und Stauden überdauert den Sommer; diese Pflanzen sind dann meist auffallend — besonders durch filzige Haarkleider — vor zu starker Transpiration geschützt.

Meine Untersuchungen beschränken sich, wie schon erwähnt, auf die immergrünen Holzpflanzen des Gebietes, auf die Hartlaubgewächse oder Sklerophyllen, wie sie Schimper wegen der meist lederartigen Beschaffenheit ihrer Blätter genannt hat; denn das immergrüne Laubblatt ist in ausgesprochenster Weise den klimatologischen Verhältnissen der Mittelmeerländer angepaßt.

An der istrisch-dalmatinischen Küste werden die mit immergrünen Holzpflanzen bedeckten Landstriche als Macchien bezeichnet, welche auf den Inseln ihre schönste Ausbildung erlangt haben. Eingehende Beschreibungen der Macchien haben schon Beck und vor ihm Grisebach und Schimper in ihren genannten Werken gegeben. Ich kann mich daher in dieser Hinsicht kurz fassen und will nur auf einige besonders charakteristische Eigenschaften dieser Formation hinweisen und ihre Ausbildung und Zusammensetzung im untersuchten Gebiete schildern. Die Macchien überziehen auf den istrisch-dalmatinischen Inseln wohl den größten Teil des nicht kultivierten Gebietes. Sie umsäumen vor allem die Küsten, während sie im Innern stellenweise dem Steineichenwalde, auf den südlicheren Inseln auch Beständen der Strandföhre (*Pinus Halepensis*) weichen. Dort, wo die Macchia der Einwirkung der Bora stark exponiert ist, also besonders an den Nordostküsten der nördlichen Inseln, geht sie in die von Beck als »Felsenheide« bezeichnete Formation über; dies um so mehr, wenn im Gebiete die Ziegenweide betrieben wird. So sind z. B. die Macchien auf Lussin

zum großen Teile zerstört, über weite Strecken stehen die immergrünen Holzgewächse vereinzelt, von der Bora niedergedrückt und den Ziegen verbissen, eine Höhe von höchstens 1—1 1/2 m erreichend. Wo die Macchia sich aber kräftig entwickeln kann, wie in den gegen Süden offenen Teilen Lussins oder auf Brioni wird sie außerordentlich dicht, so daß jeglicher Unterwuchs fehlt und es vollkommen unmöglich wird, in sie einzudringen. Brioni, welches wegen der nunmehr gänzlich beseitigten Malariagefahr durch lange Zeit so gut wie unbewohnt war, und eine gegen Bora ziemlich geschützte Lage besitzt, zeigt, wie schon erwähnt, die Macchia in ursprünglichster Ausbildung. Hier erreichen die immergrünen Gewächse eine Höhe von 3—4 m und darüber. An Stellen, wo die Macchia gerodet wird, gewinnt man einen Einblick in das Gewirre der kahlen, reich verzweigten, meist knorrig verbogenen Stämme, über welchen sich ein geschlossenes Schirmdach von Blättern ausbreitet. Über dieses ragen dann nur stellenweise die Kronen der Steineichen (*Quercus Ilex* L.) oder auch der Erdbeerbäume (*Arbutus Unedo* L.) hervor. Damit sind zwei der wichtigsten Vertreter der Macchia genannt. Es ist ja für diese besonders charakteristisch, daß sie sich stets aus zahlreichen, verschiedenen Holzarten zusammensetzt, wenn auch stellenweise die eine oder die andere vorherrscht. Bezüglich der allgemeinen Zusammensetzung der Macchia verweise ich auf die von Beck gegebene Zusammenstellung. Auf Lussin und Brioni sind folgende immergrüne Holzgewächse in den Macchien besonders häufig: *Myrtus italica* Mill. (= *M. communis* Aut.), *Pistacia Lentiscus* L., *Quercus Ilex* L., *Viburnum Tinus* L., *Arbutus Unedo* L., *Phillyrea latifolia* L. Auf Lussin findet sich ferner häufig, wohl verwildert, *Olea europaea* L. und *Ceratonia Siliqua* L., auf Brioni *Rhamnus Alaternus* L. ziemlich vereinzelt, dagegen *Laurus nobilis* L. in großer Menge, stellenweise lichte Haine bildend. Von Rutensträuchern tritt *Spartium junceum* L. besonders auf Brioni massenhaft auf, viel seltener findet sich *Osyris alba* L. Überall in den Macchien finden sich Kletterpflanzen, vor allem die immergrüne, alles verstrickende *Smilax aspera* L. Der auffallendste Vertreter der Phyllocladien ist *Ruscus aculeatus* L., der überall als Unterwuchs, besonders in mehr lockeren Beständen vorkommt. Über weite Strecken finden sich die Zwergsträucher der Cistrosen, vor allem *Cistus villosus* L. und *C. salvifolius* L., auf Brioni auch in großer Menge *C. monspeliensis* L. Ein steter Begleiter dieser vom Charakter der Hartlaubgewächse wesentlich abweichenden Pflanzen ist *Bonjeania hirsuta* L. (*Dorycnium hirsutum* Sér.). Als Pflanzen mit nadelförmig ausgebildeten Blättern sind die weit verbreitete *Erica arborea* L. und *Juniperus*-Arten, besonders *J. Oxycedrus* L. zu nennen.

Die Transpiration.

Alle im folgenden beschriebenen Transpirationsversuche wurden an beblätterten Zweigen durch vergleichende Wägung bestimmt. Die Zweige

tauchten mit ihrem unteren Ende in mit Wasser gefüllte kleine Glasgefäße und waren in diesen mittels enstprechend gespaltener und durchbohrter Korke befestigt. Etwa vorhandene Lücken wurden sorgfältig mit Baumwolle gefüllt und die Korke mit Kakaowachs (1 Teil Wachs, 3 Teile Kakaobutter nach Stahl) derart bestrichen, daß eine Wasserabgabe durch sie so gut wie ausgeschlossen war. Zum Teil wurden, wie noch zu beschreiben sein wird, Zweige ohne Wasser transpirieren gelassen, wobei ihre Schnittflächen mit Kakaowachs verschlossen wurden. Sämtliche Versuche wurden im Freien angestellt, meist tagsüber in direktem Sonnenlicht, zum Teil auch im Schatten. Durch Regen unterbrochene Versuche wurden nicht weiter fortgeführt. Im allgemeinen befanden sich die Zweige (mit ca. 4—20 Blättern) durch 24 Stunden in den Gefäßen. Die Versuche wurden in der Regel derart vorgenommen, daß die Anfangswägung $^1/_2$ Stunde nach dem Einbringen der Zweige in die Gefäße am späten Vormittag durchgeführt wurde, hierauf die Pflanzen durch 4 Stunden in der Mittagssonne transpirierten, neuerlich gewogen und schließlich 24 Stunden nach Beginn des Versuches der letzten Wägung unterzogen wurden. So konnte die Transpiration während eines ganzen Tages, sowie in einer Stunde in direkter Mittagssonne gefunden werden. Die Berechnung der transpirierenden Oberfläche erfolgte durch Abzeichnen der Blätter auf Papier von gleichmäßigem Korn und bekanntem Gewicht pro dm^2. Bekanntlich kann so durch eine einfache Proportion die Oberfläche der Blätter ziemlich genau ermittelt werden. Unter 1 dm^2 Blattfläche ist im folgenden immer nur die einfache Fläche (also nur eine Blattseite) zu verstehen. Die Wage war auf 0,01 g genau.

Die Transpirationsversuche wurden mit Rücksicht auf folgende Punkte angestellt:

1. Wie groß sind die absoluten Transpirationswerte im Frühjahr und im Sommer, und wie verhalten sie sich zu einander?

2. Wie stellt sich das Verhältnis junger (= diesjähriger) und alter (= vorjähriger) Blätter bezüglich ihrer Transpiration im Sommer?

3. Wie verhält sich die stomatäre zur kutikularen Transpiration im allgemeinen und im speziellen bei jungen und alten Blättern?

4. Wie verhält sich die Transpiration in der Sonne zu der im Schatten?

5. Wie verhält sich die Transpiration in einer Stunde in der Mittagssonne zu der aus der Transpiration in 24 Stunden berechneten durchschnittlichen Wasserdampfabgabe pro Stunde? (Hierfür sollen im folgenden der Kürze halber die Ausdrücke: »Sonnenstunde« und »Durchschnittsstunde« gebraucht werden.)

Die folgende Tabelle enthält zunächst eine Übersicht der im Frühjahr ermittelten Werte. Die Untersuchungen wurden zu dieser Jahreszeit fast ausschließlich an ca. 1 Jahr alten Blättern vorgenommen, da die diesjährigen zum größten Teil noch unvollständig entwickelt waren. Die folgenden An-

gaben beziehen sich nur auf einjährige Blätter. Die Durchschnittstemperatur vom 1.—20. April betrug 12,7° C., die durchschnittliche relative Luftfeuchtigkeit 77 %. Die Bestimmung der Lufttemperatur und der relativen Feuchtigkeit erfolgte durch ein Schleuderthermometer; letztere soll für die einzelnen Versuche im Tagesdurchschnitt stets angegeben werden. Die Beobachtung erfolgte dreimal täglich und zwar um 7h a. m., 2h p. m. und 9h p. m. Das beobachtete Temperaturmaximum war in dieser Zeit 15,1°, das Minimum 9° C.

Die Transpiration im Frühjahr pro 1 dm² Blattfläche in g.

	In der Sonne					Im Schatten		Sonne: Schatten
	24 h	1 Sonnenst.	1 Durchschn. St.	1 Sonnenst.: 1 Durchschn. St.	R. F.	24 h	R. F.	24 h
Quercus[1] . . .	4,21	0,39	0,12	3,3	85%	1,16	85%	3,62
Laurus	1,70	0,16	0,07	2,3	67%	0,89	69%	1,91
Ceratonia . . .	1,70	0,18	0,07	2,6	80%	—	—	—
Pistacia . . .	2,69	0,15	0,11	1,4	55%	1,14	73%	2,36
Myrtus	3,07	0,26	0,13	2,0	55%	—	—	—
Arbutus	6,10	0,51	0,25	2,0	85%	3,5	85%	1,74
Olea	2,70	0,22	0,11	2,0	73%	1,6	73%	1,68
Smilax aspera.	1,9	0,17	0,08	2,1	85%	—	—	—
Cistus villosus.	16,11	0,92	0,67	1,4	73%	—	—	—

Zu dieser Tabelle ist zunächst nur folgendes zu bemerken. Die Transpirationswerte sind im allgemeinen keine sehr hohen. Aus dem Vergleich der Transpiration in einer Sonnenstunde mit der in einer Durchnittsstunde ergibt sich, daß diese im ersteren Falle bei den meisten Pflanzen ziemlich genau doppelt so groß ist wie im letzteren, und der Quotient innerhalb 1,4 und 3,3 schwankt. Der Transpirationsverlust von Blättern, die tagsüber in der Sonne standen, beträgt das 1,68—2,62 fache des Verlustes von Blättern, welche bei Tag im Schatten gehalten wurden. Die ermittelten Zahlen werden später im Vergleich mit den im Sommer gefundenen Werten noch weiter zu verwerten sein. Hier sei nur noch ausführlicher ein mit *Spartium junceum* L. vorgenommener Versuch beschrieben, der zu dem Zwecke angestellt wurde, um die Transpiration der Blätter mit der der grünen Achsen vergleichen zu können. Bekanntlich besitzt der Besenginster nur im Frühjahr an den neugebildeten Achsen kleine Blätter, welche zu Beginn der sommerlichen Dürre abfallen. Während diesen Blättern bisher nur eine untergeordnete Rolle bei der Transpiration und Assimilation zugeschrieben wurde (Grisebach und Kerner sprechen ihnen geradezu jede ab), trat vor kurzem Bergen[2]) dieser Auffassung entgegen. Er fand auf Grund seiner

1) Es handelt sich stets um die S. 391 genannten Arten.

2) Bergen, J. Y., The Transpiration of *Spartium junceum* and other xerophytic shrubs. Botanical Gazette Vol. XXXVI. Chicago 1903. S. 464/67.

Versuche, daß im Frühjahr (»during the leafy season«) die Blätter gegenüber den Stengeln auf gleiche Fläche bezogen ca. dreimal soviel Wasserdampf abgeben, und schließt daraus, daß auch ihre assimilatorische Leistung eine dementsprechend größere sein wird. Bergen ging derart vor, daß er die Transpirationsverluste zweier annähernd gleicher Zweige (solche sind stets leicht zu finden, da der Aufbau von *Spartium* ein sehr regelmäßiger ist) bestimmte, deren einer seiner Blätter beraubt war. Die Schnittflächen wurden mit Bienenwachs, dem 5—10 % Olivenöl beigemischt war, verschlossen. Ich schlug ein weniger schädigendes Verfahren ein. Von zwei annähernd gleichen Zweigen von ca. 30 cm Länge wurde der eine an der ganzen Achse mit Kakaowachs bestrichen, so daß nur die Blätter transpirieren konnten; im übrigen wurden die beiden Zweige, wie bei den anderen Versuchen, in Gefäße mit Wasser gebracht. Das Resultat war folgendes:

	Transpirationsverlust in 24^h in g	R. F.
Achse ohne Wachs	1,5	73 %
Achse mit Wachs	1,3	

Von der Gesamttranspiration von 1,5 g entfällt also 1,3 g auf die Blätter und nur 0,2 g auf die zugehörige Achse, somit 86 % auf die Blätter. Der Versuch wurde an einem trüben Tage im Freien vorgenommen. Eine Berechnung der transpirierenden Flächen habe ich nicht angestellt, da sie meines Erachtens nur sehr ungenau ausfallen könnte; denn es ist schon die richtige Berechnung der Oberfläche der Achse schwierig, noch schwieriger aber die der Blätter, da diese sich an den Vegetationsspitzen stets noch im unentwickelten Zustande befinden, wenn die unteren Blätter schon lange ihre endgültige Größe erlangt haben. Aus dem geschilderten Versuch ergibt sich immerhin mit zweifelloser Richtigkeit, daß die Blätter viel stärker als die zugehörigen Achsen transpirieren; wie diese Tatsache mit dem assimilatorischen Verhalten zusammenhängt, wird im nächsten Abschnitt zu besprechen sein. Zu bemerken ist hier nur das eine, daß der höheren Transpiration der Blätter die bedeutend größere Fläche der grünen Rinde gegenübersteht. Denn während, wie schon erwähnt, die Blätter nur an den diesjährigen Achsen auftreten, bleiben letztere durch mehrere Jahre hindurch grün. Anatomisch erklärt sich der auffallende Unterschied in der Wasserdampfabgabe dadurch, daß wie später noch eingehender zu schildern sein wird, die Achse streng xerophil gebaut ist, während dem Blatte xerophile Charaktere fast ganz fehlen.

Schließlich seien noch mit *Ruscus aculeatus* vorgenommene Transpirationsversuche angeführt. Auch hier wurde aus ähnlichen Gründen eine Berechnung auf die Einheit der transpirierenden Fläche zunächst nicht vorgenommen, sondern es wurden zwei annähernd gleich große ganze Pflanzen

bezüglich ihrer Transpiration in Sonne und Schatten in 24 Stunden verglichen. Das Resultat war:

	In der Sonne	Im Schatten	R. F.	Sonne / Schatten
Transp.-Verl. in g	2,4	1,1	73%	2,18

Eine versuchsweise vorgenommene Oberflächenbestimmung der Phyllokladien ergab für die erste Pflanze (103 Phyllokladien) 1,04 dm², für die zweite (125 Phyllokladien) 1,00 dm². Die ermittelten Transpirationszahlen gelten also fast genau für 1 dm² Phyllokladienfläche.

Ich lasse nunmehr die im Sommer ermittelten Transpirationszahlen folgen. Sie gelten wieder für 1 dm² einfache Blattfläche in g.

Die Transpiration im Sommer pro 1 dm² in g.

		In der Sonne					Im Schatten		Sonne : Schatten
		24 h	1 Sonnen h	1 Durchschn. h	1 Sonnen h : 1 Durchschn. h	R. F.	24 h	R. F.	24 h
Quercus . .	a.[1]	8,08	1,15	0,34	3,38	53%	—	—	—
	j.[1]	5,96	0,63	0,25	2,52		1,71	81%	3,48
Laurus . . .	a.	3,88	0,34	0,16	2,25	66%	—	—	—
	j.	2,00	0,20	0,08	2,50		0,64	81%	3,12
Pistacia . .	a.	10,00	1,17	0,42	2,78	61%	—	—	—
	j.	1,64	0,26	0,07	3,71		1,30	81%	1,26
Myrtus . . .	j.	5,60	0,90	0,23	3,91	61%	3,03	81%	1,84
Arbutus . .	a.	5,68	0,47	0,24	1,95	53%	—	—	—
	j.	3,25	0,35	0,14	2,15		1,50	81%	2,16
Olea	j.	2,55	0,45	0,11	4,09	61%	0,49	81%	5,20
Viburnum .	a.	9,87	0,63	0,41	1,53	66%	—	—	—
	j.	2,87	0,35	0,12	2,91		1,08	81%	2,65
Rhamnus . .	a.	16,36	2,10	0,68	3,08	62%	—	—	—
	j.	20,83	2,70	0,87	3,10		—	—	—
Cistus villosus		30,17	3,75	1,25	3,00	45%	—	—	—
Cistus monspeliensis .		37,69	5,90	1,56	3,70	45%	—	—	—

Auf Grund dieser Tabelle läßt sich zunächst folgendes konstatieren. Die Transpiration der Blätter im Sommer ist zum Teil eine sehr ausgiebige und übertrifft jedenfalls die Erwartungen, welche man von xerophil gebauten Blättern hegt. Zu den auffallend hohen Transpirationszahlen der Cistrosen, nicht nur im Sommer, sondern auch im Frühjahr (siehe die Tabelle S. 393) sei hier nur folgendes bemerkt. Jedenfalls sind die Zahlen etwas zu hoch gegriffen, da die wirkliche Blattfläche größer ist als die in der S. 392 angegebenen Weise berechnete, und zwar deshalb, weil das Blatt

1) a. und j. bedeutet alte (vorjährige) und junge (diesjährige) Blätter.

auf seiner Unterseite, infolge des starken Hervortretens der Nerven, zahlreiche grubige Vertiefungen besitzt und der Blattrand stark gewellt und umgeschlagen ist. Zweifellos transpirieren die Cistrosen trotzdem sehr stark, was damit im Zusammenhange stehen dürfte, daß diese Pflanzen, wie im anatomischen Teile zu besprechen sein wird, befähigt sind, auch mit den Blättern das Regen- und Tauwasser aufzunehmen. Die starke sommerliche Transpiration ist auch BERGEN[1]) aufgefallen, welcher, wohl als erster, Transpirationsversuche an Hartlaubblättern in deren Heimat anstellte. BERGEN hat seine Versuche in Neapel an 1 Jahr alten Blättern bei einer Lufttemperatur von 21 ° C. und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 67 % vorgenommen. Im folgenden seien seine Resultate mitgeteilt. Die Zahlen bedeuten die Transpirationsverluste pro 1 dm² einfache Blattfläche in 1 Stunde in mg. Vergleichsweise seien die von mir für die gleichen Pflanzen an einjährigen Blättern gefundenen Werte in einer Sonnenstunde und einer Durchschnittsstunde in mg daneben gestellt.

	Nach BERGEN	Nach mir	
		1 Sonnenst.	1 Durchschn.-St.
Olea	302	450	110
Pistacia	231	1170	420
Quercus	238	1150	340
Rhamnus	658	2100	680
Ulmus campestris .	342	—	—
Pisum sativum . .	353	—	—

Wie man sieht, erhielt ich zum Teil bedeutend höhere Zahlen als BERGEN, besonders, wenn man die Transpirationsverluste in einer Stunde der Zeit von 11 h a. m. bis 3 h p. m. (in einer Sonnenstunde) vergleicht, weniger abweichende Werte dagegen, wenn man die durchschnittlichen Verluste an Wasserdampf pro Stunde zum Vergleiche heranzieht. Es dürfte sich dies daraus erklären, daß BERGEN — dessen Versuchsanstellung im übrigen die gleiche war wie meine — unter anderen äußeren Bedingungen arbeitete. Seine Pflanzen befanden sich im Freien, aber nur in mäßig hellem Sonnenlichte (moderately bright sunlight), und, wie schon erwähnt, bei einer Temperatur von 21 ° C. und relativen Luftfeuchtigkeit von 67 %. Das genaue Datum seiner Versuche gibt BERGEN nicht an, nur, daß er vom Mai bis August arbeitete. Bei meinen Ende Juli vorgenommenen Versuchen befanden sich die Pflanzen in direkter stärkster Mittagssonne, bei einer durchschnittlichen Temperatur der Mittagszeit von 26,5° C. und einer entsprechenden relativen Luftfeuchtigkeit von 59 %. Diese Umstände können wohl den erheblichen Unterschied zwischen den Zahlen BERGENS und den von

1) BERGEN, J. Y., Transpiration of Sun Leaves and Shade Leaves of *Olea europaea* and other broad-leaved evergreens. Botanical Gazette Vol. XXXVIII, 1904, S. 285—296.

mir zur Mittagszeit gefundenen erklären. Daß die durchschnittlichen Transpirationsverluste pro Stunde den Resultaten BERGENS näher stehen, ist begreiflich, da diesen eine Durchschnittstemperatur von 23,5° C. und eine durchschnittliche relative Feuchtigkeit von 65 % entspricht. In auffallender Übereinstimmung mit BERGEN steht die starke Transpiration von *Rhamnus Alaternus*, welche ca. doppelt so groß ist, als der Durchschnitt der übrigen Pflanzen.

Lehrreich sind die beiden Versuche, welche BERGEN unter gleichen Bedingungen mit *Ulmus campestris* und *Pisum sativum* angestellt hat, also mit zwei Pflanzen, welche unserer Flora angehören. Dieselben wichen in ihrer Transpiration von *Olea* nicht sehr stark ab. Sonst ist es schwer, Vergleiche mit der Transpiration einheimischer Pflanzen anzustellen, da, abgesehen von den verschiedenen klimatologischen Bedingungen, die Versuchsanstellung der Autoren eine recht verschiedene ist. Immerhin seien im folgenden einige Zahlen angeführt, zunächst die Transpirationswerte, welche HABERLANDT[1]) für einige Holzgewächse unserer Klimate im botanischen Garten in Graz im August im Freien gefunden hat.

	Transp. Verlust pro 1 dm^2 u. Tag in g
Aesculus Hippocastanum . .	1,37
Syringa vulgaris	2,03
Acer pseudoplatanus	2,03
Corylus Avellana	3,33
Cornus sanguinea	4,09
Pyrus communis	5,97

Nachstehend seien noch die Resultate N. J. C. MÜLLERS[2]) mitgeteilt, welcher gleichfalls Zweige in Wasser transpirieren ließ, über die äußeren Bedingungen seines Versuches jedoch leider keine näheren Mitteilungen macht.

	Transpir.-Verl. pro 1 dm^2 und Tag in g
Hainbuche	4,36
Birke	3,65
Eiche	2,89
Buche	3,45
Pappel	2,42
Erle	7,96
Weide	4,22

Diese vergleichsweise angeführten Zahlen zeigen, daß die laubwerfenden Bäume Mitteleuropas im allgemeinen im Sommer ähnlich transpirieren wie

1) HABERLANDT, G., Anat.-physiol. Untersuchungen über das tropische Laubblatt. I. Sitzber. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Klasse. Bd. CI, Abt. I, Okt. 1892.

2) MÜLLER, N. J. C., Botan. Untersuchungen. IV. Heidelberg 1875, S. 158, und Handbuch d. allg. Botanik I. Heidelberg 1880, S. 465.

die diesjährigen Blätter der immergrünen Gewächse, gegen die vorjährigen (und älteren) Blätter der letzteren aber bedeutend zurückstehen.

Kehren wir zu unserer Tabelle zurück, so sehen wir, wie außerordentlich stark die direkte Insolation zur Mittagszeit, welche die Blätter jedenfalls stark erwärmt, verbunden mit der gleichzeitigen hohen Temperatur und geringen Feuchtigkeit der Luft, die Transpiration der Blätter fördert. Die ermittelten Quotienten von der Transpiration in einer Sonnenstunde und einer Durchschnittsstunde schwanken zwischen 1,53 und 4,09; der Durchschnittsquotient für alle Versuche ist 2,84, d. h. in der Mittagssonne transpirieren die Blätter durchschnittlich fast dreimal so stark als in einer Durchschnittsstunde.

Ähnliches zeigt das Verhältnis der Transpiration in Sonne und Schatten. Wie aus der Tabelle zu entnehmen ist, beträgt die Transpiration diesjähriger Blätter in der Sonne das 1,26—5,20fache der Transpiration gleichalter Blätter im Schatten. Der Durchschnittsquotient beträgt 2,81, also einen ähnlichen Wert wie früher. Maßgebend für die so bedeutend geringere Transpiration im Schatten dürfte das Ausbleiben der Erwärmung der Blätter durch die direkte Bestrahlung sein.

Es mögen nunmehr die an gleichen Pflanzen im Frühjahr und im Sommer gefundenen Transpirationszahlen gegenüber gestellt werden. Zu diesem Zwecke müssen die an vorjährigen Blättern im Sommer bestimmten Werte herangezogen werden.

	Frühjahr	Sommer	Sommer: Frühjahr
Quercus . .	4,21	8,08	1,91
Laurus . . .	1,70	3,88	2,28
Pistacia . .	2,69	10,00	3,71
Myrtus . . .	3,07	5,60	1,82
Arbutus. . .	6,10	5,68	0,93
Olea	1,60	2,55	1,59

Mit Ausnahme von *Arbutus* haben also alle untersuchten Pflanzen im Sommer bedeutend stärker transpiriert. Bemerkt muß werden, daß sich die für *Olea* angeführten Zahlen beide auf diesjährige Blätter beziehen, da im Sommer die vorjährigen bereits abgefallen waren, und aus dem gleichen Grunde für *Myrtus* die Transpiration alter Blätter im Frühjahr mit der junger Blätter im Sommer verglichen werden mußte. Was *Spartium junceum* betrifft, so können genaue Vergleichszahlen nicht angeführt werden, da wie schon erwähnt eine Berechnung der transpirierenden Oberfläche für diese Pflanze nicht vorgenommen wurde. Daß die nunmehr blattlosen Achsen aber ganz bedeutend mehr als im Frühjahr transpirieren, geht ohne weiteres daraus hervor, daß zwei Zweige, von ähnlicher Größe wie die im Frühjahr verwendeten (gleichfalls ca. 30 cm lang) im Sommer

in 24^h in der Sonne 8,85 und 11,60 g Wasserdampf verloren. *Ruscus aculeatus* dagegen scheint im Sommer nicht viel stärker als im Frühjahr zu transpirieren. Eine vorjährige Pflanze gab 1,6 g, eine diesjährige 1,2 g Wasserdampf in 24^h ab. Ferner sei hier ein mit *Osyris alba* vorgenommener Versuch mitgeteilt, der zeigen sollte, in welchem Verhältnis bei diesem Rutenstrauche, der seine Blätter im Sommer nicht verliert, die Transpiration der letzteren zu der der Achsen steht. Von zwei gleich großen Achsen wurde die eine entblättert, die Schnittflächen mit Kakaowachs verschlossen und nun beide Zweige durch 24 Stunden, tagsüber in der Sonne, transpirieren gelassen. Der beblätterte Zweig verlor 0,4 g, der der Blätter beraubte 0,2 g Wasserdampf. Es transpirieren also hier die Blätter ebenso stark, wie die zugehörigen Achsen.

Im folgenden soll schließlich auf eine eigentümliche Erscheinung näher eingegangen werden, welcher ich bei meinen Untersuchungen besondere Aufmerksamkeit zuwendete, Es ist dies die bei Betrachtung der Tabelle sofort auffallende Tatsache, daß alte, d. h. vorjährige Blätter stets bedeutend stärker transpirieren als junge, d. h. diesjährige. Bekanntlich ist bei den sommergrünen Bäumen unserer Klimate bei zunehmendem Blattalter das Gegenteil der Fall. BURGERSTEIN[1]), der die darauf bezügliche Literatur zusammenfaßt, kommt auf Grund dieser zu dem allgemeinen Ergebnis, »daß junge (nicht auch jüngste) Blätter unter sonst gleichen äußeren Bedingungen mehr Wasser verlieren als alte«. Dazu möchte ich allerdings bemerken, daß das Transpirationsminimum, wie HÖHNEL[2]) und N. J. C. MÜLLER[3]) gezeigt haben, nicht die ältesten Blätter eines Zweiges, sondern diejenigen besitzen, bei welchen die kutikulare Transpiration bereits sehr gering ist, die stomatäre aber noch nicht ihr Maximum erreicht hat. Demgemäß transpirieren die ältesten Blätter wieder etwas mehr als die vorhergehenden, wie folgende Reihen von Transpirationszahlen vom jüngsten bis zum ältesten Blatte eines Zweiges von *Tilia parvifolia*, *Ulmus campestris*, *Pelargonium tomentosum* (nach HÖHNEL)[4]) und *Vitis vinifera* (nach N. J. C. MÜLLER) zeigen.

	Transp.-Verlust in 10^h pro 1 dm² in mg
Tilia	135, 102, 96, 104, 118, 115
Ulmus.	870, 362, 318, 320, 302, 433, 467
Pelargonium . .	213, 119, 90, 105, 105, 112.
	Transp.-Verl. in cm³ pro 1 dm² u. 24^h in g
Vitis	12,1, 9,9, 3,5, 2,5, 1,8, 2,8.

Die Tatsache, daß Blätter, welche ein Jahr oder länger am Leben bleiben, mit zunehmendem Alter erheblich stärker transpirieren, wurde zu-

1) BURGERSTEIN, A., Die Transpiration der Pflanzen. Jena 1904, Kap. V, S. 58—61.

2) HÖHNEL, F. v., Über den Gang des Wassergehaltes und der Transpiration bei der Entwicklung des Blattes, aus WOLLNY, Forschungen a. d. Geb. d. Agrikulturphysik. I. 1878, S. 299.

3) MÜLLER, N. J. C., Botan. Unters. IV, S. 157.

4) Zitiert nach BURGERSTEIN l. c.

erst von Rosenberg[1]) an immergrünen Moorpflanzen Schwedens festgestellt. Er fand mittels der Stahlschen Kobaltmethode[2]), daß diesjährige Blätter von *Ledum*, *Andromeda*, *Oxycoccus* und *Vaccinium* schwächer transpirieren als vorjährige, d. h. das Kobaltpapier schwächer verfärbten. Rosenberg dehnte dann seine Versuche auch auf immergrüne Gewächshauspflanzen aus, welche ihm verschiedene Resultate ergaben. Eingehender beschäftigte sich mit der Frage unabhängig von Rosenberg Bergen[3]), der in Neapel das Transpirationsverhältnis alter und junger Blätter immergrüner Pflanzen festzustellen suchte. Er fand im Sommer (Temp. 25—31°C) bei der gleichen Versuchsmethode, die auch ich anwendete, folgende Verhältnisse pro 1 dm² und 1 Stunde.

	alt:[4]) jung		alt: jung
Olea . . .	1,05	*Pistacia* . .	1,08
Quercus . .	3,53	*Smilax* . .	2,16
Rhamnus .	0,78	*Viburnum* .	2,10
Nerium . .	2,45		

Ich erhielt nach der Tabelle S. 395 im Sommer folgende Verhältnisse der Transpiration alter zu der junger Blätter.

	24 h	1 Sonnenstunde
Quercus	1,35	1,82
Laurus	1,94	1,70
Pistacia	6,09	4,50
Arbutus	1,74	1,34
Viburnum . . .	3,43	1,80
Rhamnus . . .	0,78	0,77

Im Frühjahr konnten derartige Untersuchungen noch nicht vorgenommen werden, da die Mehrzahl der jungen Blätter ihre definitive Flächenausdehnung noch nicht erreicht hatte. Bei *Olea*, wo die Blätter schon ausgewachsen waren, fand sich bereits das Verhältnis $\frac{\text{alt}}{\text{neu}} = \frac{3,2}{1,6} = 2,00$

1) Rosenberg, O., Über die Transpiration mehrjähriger Blätter. — Meddelanden from Stockholms Högskola Nr. 201, Oftversigt af Kongl. svenska Akad. Förhandl. 1900; Referat in Just Botan. Jahresber. Bd. 28, S. 277.

2) Stahl, E., Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Ztg. 1894. S. 118.

3) Bergen, J. Y., Relative Transpiration of old and new leaves of the *Myrtus* Type. Botanical Gazette Vol. XXXVIII, 1904, S. 446—451.

4) Abkürzung für: $\frac{\text{Transpiration alter Blätter}}{\text{Transpiration junger Blätter}}$

in 24 h in der Sonne. Bei *Arbutus* aber, wo die jungen Blätter erst $^1/_3$—$^1/_2$ ihrer definitiven Größe besaßen, stellte sich das Verhältnis $\frac{\text{alt}}{\text{jung}} = \frac{1{,}94}{4{,}60} = 0{,}42$ [1]), woraus sich ergibt, daß ganz junge, noch unentwickelte Blätter stärker transpirieren als alte, wie dies auch bei den laubwerfenden Bäumen der Fall ist.

Die im Sommer vorgenommenen Versuche bestätigen also die Angaben Bergens, wenn auch die einzelnen Quotienten abweichen. Die alten Blätter immergrüner Pflanzen transpirieren in verschiedenem Maße stärker als die jungen, nur *Rhamnus* macht hiervon eine Ausnahme, wie auch Bergen gefunden hat, der für diese Pflanze sogar den gleichen Quotienten erhielt. Seine Erklärung dieses abweichenden Verhaltens, daß die alten Blätter schon gelblich, knapp vor dem Abfallen gewesen seien, trifft bei meinem Versuche, wo die alten Blätter noch lebhaft grün und fest sitzend waren, nicht zu.

Wie die Tabelle zeigt, ist der Transpirationsunterschied zur Mittagszeit im allgemeinen geringer als in 24 Stunden.

Es fragte sich nun, welches der Grund der stärkeren Transpiration alter gegenüber junger Blätter sei. Wie Bergen beobachtet hat, sind junge Blätter, welche bereits ihre endgültige Flächenausdehnung erreicht haben, noch erheblich dünner als alte; daß aber darin nicht die Ursache ihrer geringeren Transpiration liegt, zeigte Bergen, indem er die Transpirationsverhältnisse mit Beziehung auf gleiches Gewicht berechnete. Er fand dabei, daß auch dann die Transpiration der alten Blätter bedeutend größer ist als die der jungen, und zwar für *Quercus* 2,73, für *Smilax* 2,32 und für *Viburnum* 1,74 mal.

Es handelte sich also jetzt darum, festzustellen, ob die erhöhte Wasserabgabe alter Blätter auf einer größeren Durchlässigkeit der Epidermisaußenwände oder auf dem Verhalten der Spaltöffnungen beruhe, mit anderen Worten, ob es die kutikulare oder die stomatäre Transpiration sei, welche bei den alten Blättern größer ist als bei jungen. Die Versuche Rosenbergs, der ja die höhere Transpiration alter Blätter nur durch die stärkere Verfärbung des Kobaltpapieres, welches der spaltöffnungführenden Blattunterseite aufgelegt wurde, konstatierte, sprechen für eine ausgiebigere stomatäre Transpiration. Dagegen kommt Bergen auf Grund seiner im folgenden näher zu schildernden Versuche zu dem entgegengesetzten Schluß, daß die kutikulare Transpiration alter Blätter größer sei als die junger, dagegen bei diesen die Funktionstätigkeit (functional activity) der Spaltöffnungen eine größere, und meint, daß sich daraus der Unterschied in der Transpiration erklären lasse. Bergen ging derart vor, daß er die Blattunterseiten alter und junger Blätter von *Olea*, *Nerium* und *Pistacia* mit Kakaowachs bestrich und die Zweige in Wasser tauchend transpirieren ließ.

---

1) Der Versuch wurde im Schatten (24 h) vorgenommen.

Leider versäumt er es, die ermittelten absoluten Transpirationswerte anzugeben, und führt nur folgende Verhältniszahlen pro 1 dm^2 und 1 Stunde in mg an

	Ohne Wachs: Mit Wachs Alt	Ohne Wachs: Mit Wachs Jung
Olea	262	317
Nerium. . .	352	1275
Pistacia . .	300	513

Aus diesen Verhältniszahlen ist zu erkennen, daß die Gesamttranspiration die kutikulare bei jungen Blättern weit mehr übertrifft als bei alten. Wären die absoluten Transpirationswerte alter und junger Blätter gleich groß, so müßte dann die stomatäre Transpiration junger Blätte größer, die kutikulare dagegen kleiner sein als bei alten Blättern. Da dem aber nicht so ist, kann aus den angegebenen Quotienten ein derartiger Schluß nicht gezogen werden[1]). Die aufgeworfene Frage kann also auf diese Weise nicht beantwortet werden, sondern nur durch die Gegenüberstellung der tatsächlich ermittelten Werte.

Ich gehe nun zur Schilderung meiner in dieser Hinsicht angestellten Versuche über, welche zunächst in gleicher Weise, wie die Bergens, vorgenommen wurden. Die Blattunterseiten je einer Versuchspflanze wurden mit Kakaowachs dicht bestrichen und stets möglichst ähnliche Zweige zum Vergleiche gewählt. Die kutikulare Transpiration der Blattoberseite zeigte pro 1 dm^2 in 24^h und in einer Sonnenstunde folgende Werte in g[2]).

		24^h	1 Sonnenst.	1. Durchschn.-St.	1 Sonnenst.: 1 Durchschn.-St.
Quercus	a.	1,92	0,25	0,08	3,12
	j.	2,27	0,17	0,09	1,88
Laurus	a.	1,15	0,09	0,05	1,80
	j.	0,71	0,04	0,03	1,33
Pistacia	a.	0,90	0,07	0,04	1,75
	j.	1,12	0,13	0,05	2,60
Myrtus	j.	1,40	0,17	0,06	2,83
Arbutus	a.	0,83	0,11	0,03	3,66
	j.	1,25	0,13	0,05	2,60
Olea	j.	0,41	0,08	0,02	4,00
Rhamnus	a.	1,28	0,15	0,05	3,00
	j.	3,20	0,32	0,13	2,46

1) Ein Beispiel zeigt das deutlich. Es sei bei einem alten Blatte das Verhältnis der Gesamttranspiration zu der kutikularen der Oberseite = 6:2 = 3, bei einem jungen = 4:1 = 4, so ist die stomatäre Transpiration der alten Blätter = 6—4 = 2 (die kutikulare Transpiration der Unterseite = der der Oberseite genommen), die des jungen Blattes 4—2, also auch = 2.

2) Die Versuche wurden gleichzeitig mit den früher (S. 395) beschriebenen Ende Juli vorgenommen. Durchschnittstemperatur 23,5° C, zur Mittagszeit 26,5° C. Die relativen Luftfeuchtigkeiten sind dieselben wie früher (S. 395): Versuche i. d. Sonne.

Wie aus der vorstehenden Tabelle zu ersehen ist, erhielt ich im allgemeinen das entgegengesetzte Resultat wie Bergen: mit Ausnahme von *Laurus* erwies sich die kutikulare Transpiration junger Blätter höher als die alter und zwar bei *Quercus*, *Pistacia* und *Arbutus* nicht sehr bedeutend, dagegen um das 2,5 fache bei *Rhamnus*. In einer Sonnenstunde hatte sich das Verhältnis — ausgenommen *Quercus* — nicht prinzipiell verändert. Im folgenden seien nun wie bei Bergen die Verhältnisse der Gesamttranspiration[1]) zur kutikularen der Blattoberseite angegeben, da sie einen Vergleich mit den Zahlen dieses Autors gestatten und an und für sich von Interesse sind.

	Ohne Wachs / Mit Wachs	
	Alte Blätter	Junge Blätter
Quercus . .	4,20	2,62
Laurus . . .	3,37	2,81
Pistacia . .	11,11	1,46
Myrtus . . .	—	4,00
Arbutus . . .	6,84	2,60
Olea	—	6,21
Rhamnus . .	12,78	6,50

Auch diese Zahlen widersprechen denen Bergens, die Quotienten der alten Blätter sind größer als die der jungen, und zwar auch bei *Laurus*, obwohl hier, wie wir gesehen haben, die kutikulare Transpiration der alten Blätter größer ist als die der jungen. Wenn aber, wie meine Experimente zeigten, im Juli die jugendliche Epidermis durchlässiger ist als die alte, so kann der Grund für die stärkere Transpiration alter Blätter ausschließlich in dem Verhalten der Spaltöffnungen beruhen. Dies ist auch bei *Laurus* der Fall, denn das geringe Plus in der kutikularen Transpiration alter Blätter nämlich 1,15—0,71 = 0,44 oder für beide Blattseiten (die kutikulare Transpiration der Unterseite gleich der der Oberseite genommen) 0,88, kann nicht den großen Unterschied in der Gesamttranspiration, nämlich 3,88—2,00 = 1,88 erklären. Es bliebe bei Subtraktion 1,88—0,88 = 1 g pro 1 dm^2 Blattfläche stärkere stomatäre Transpiration alter Blätter in 24 Stunden. Die gleiche Berechnung ergibt für *Quercus* 2,82, *Pistacia* 8,80, *Arbutus* 1,59 g stärkere stomatäre Transpiration alter Blätter gegenüber jungen pro 1 dm^2 in 24^h. Bei *Rhamnus* erhalten wir —0,63; hier ist also nicht nur die kutikulare, sondern auch die stomatäre Transpiration junger Blätter größer als die alter, woraus sich erklärt, daß bei diesem Baume die jungen Blätter stärker transpirieren als die alten. Verwenden wir zu diesen Berechnungen die für eine Sonnenstunde ermittelten Zahlen, so finden wir, daß sich das Verhältnis prinzipiell nicht ändert. Inwiefern

1) Siehe Tabelle S. 395.

die im vorhergehenden angewendete Methode der Berechnung nicht ganz einwandfrei ist, wird am Schlusse dieses Abschnittes auszuführen sein.

Der auffallende Unterschied in meinen und Bergens Resultaten legte die Annahme nahe, der Grund dafür liege darin, daß Bergen seine Versuche erst im Spätsommer anstellte. Ein genaues Datum gibt er nicht an, doch geht aus seinen Angaben hervor, daß die Blätter seiner Versuchspflanzen um 1—3 Monate älter waren als die meinen. Es wurden daher nachträglich im botanischen Institute der Universität Graz Mitte November Versuche mit Gewächshauspflanzen vorgenommen. Es wurden kleine Zweige mit diesjährigen und vorjährigen Blättern an den Schnittflächen und Blattunterseiten mit Wachs bestrichen und — ohne in Wasser zu tauchen — auf einen Tisch gelegt, wo sie durch 48 Stunden vor direktem Sonnenlicht geschützt bei einer Durchschnittstemperatur von 21° C. und einer durchschnittlichen relativen Feuchtigkeit von 40 % verweilten. Die Resultate waren pro 1 dm² und Tag in cg die in nachstehender Tabelle verzeichneten.

		1. Tag	2. Tag	1. u. 2. Tag (Mittel)	
				alt / jung	alt—jung
Nerium . .	a.	40	43	2,59	25,5
	j.	16	16		
Laurus . .	a.	32	33	3,61	23,5
	j.	8	10		
Arbutus . .	a.	34	34	2,61	21
	j.	13	13		
Viburnum .	a.	93	85	2,69	56
	j.	31	35		
Ceratonia .	a.	91	81	2,68	54
	j.	32	32		
Quercus . .	a.	18	18	1,44	5,5
	j.	11	14		

Um diese Jahreszeit, bei ca. 18—19 Monate alten vorjährigen Blättern und jungen Blättern, die bereits einen Sommer überdauert haben, wird also tatsächlich die kutikulare Transpiration alter Blätter größer als die junger. Es dürfte dies seinen Grund wohl vor allem darin haben, daß die jungen Blätter erst im Verlaufe des Sommers ihre endgültige Festigkeit und Undurchlässigkeit der Epidermen erhalten; andererseits aber auch darin, daß die Epidermisaußenwände alter Blätter nach dem zweiten Sommer durchlässiger werden.

Um nun das Verhalten der Spaltöffnungen zu gleicher Zeit zu prüfen, wurde ein weiterer Versuch in folgender Weise angestellt. Es wurden Zweige mit alten und jungen Blättern wie früher exponiert, die Blattunterseiten aber nicht mit Kakaowachs bestrichen, sondern nur die Schnittflächen verschlossen. So lagen die Zweige durch zwei Tage, und es wurden

die Transpirationsverluste in der 1.—4. Stunde und der 24.—28. Stunde gewogen und verglichen. Die Resultate dieser Untersuchung sind in der folgenden Tabelle verzeichnet; vergleichsweise sind die Transpirationszahlen des früher beschriebenen Versuches für die gleichen Zeiten daneben gestellt.

		Transpirationsverluste pro 1 dm² in cg				
		Ohne Wachs			Mit Wachs a. d. Unterseite	
		1.—4. Stunde	24.—28. Stunde	Differenz	1.—4. Stunde	24.—28. Stunde
Nerium	a.	61	29	32	12	12
	j.	26	16	10	5	5
Laurus	a.	43	6	37	10	10
	j.	32	7	25	3	4
Ceratonia	a.	108	13	95	27	24
	j.	35	13	22	8	8
Quercus	a.	19	7	12	7	7
	j.	14	5	9	4	5
Arbutus	a.	82	19	63	11	11
	j.	21	10	11	5	5
Viburnum	a.	73	17	56	30	27
	j.	28	9	19	11	12

Aus dieser Tabelle läßt sich folgendes entnehmen. Alle alten Blätter transpirieren in der 1.—4. Stunde bedeutend mehr als die jungen. Der Unterschied ist dabei überall (*Quercus* vielleicht ausgenommen) ein so großer, daß er sich durch die höhere kutikulare Transpiration alter Blätter allein nicht erklären läßt. Der Grund für diese Erscheinung liegt vielmehr jedenfalls darin, daß sich die Spaltöffnungen alter Blätter langsamer schließen als die der jungen, also ihre rasche Reaktionsfähigkeit bereits eingebüßt haben. Bei den jungen Blättern haben sich die Spaltöffnungen wohl bald nach Beginn des Versuches geschlossen, so daß nur noch die kutikulare Transpiration zur Geltung kam, nicht so bei den alten, wo die stomatäre Wasserdampfabgabe noch längere Zeit andauerte, woraus sich die hohen Transpirationszahlen erklären. Daß dem tatsächlich so ist, wird noch deutlicher, wenn wir die Transpirationsverluste in den gleichen 4 Stunden des nächsten Tages zum Vergleiche heranziehen. In diesen sind die Unterschiede in der Transpiration alter und junger Blätter keine sehr großen mehr; denn jetzt sind auch die Spaltöffnungen der alten Blätter geschlossen und es kommt auch bei ihnen der Hauptsache nach nur die kutikulare Transpiration zur Geltung. Am deutlichsten wird der Unterschied im Verhalten der jungen und alten Blätter, wenn wir die Differenzen der Transpirationen in den ersten 4 Stunden und den gleichen 4 Stunden des folgenden Tages betrachten, wie sie in der Tabelle angegeben sind. Die mit Wachs auf den Unterseiten bestrichenen Blätter haben in der 1.—4. und der 24.—28. Stunde

fast gleich stark transpiriert. Daß die kutikulare Transpiration beider Blattseiten in der 24.—28. Stunde des Versuches, bei dem die Blattunterseiten frei waren, nicht das doppelte der kutikularen Transpiration einer Blattseite (der Blattoberseite) in dem Versuche mit an der Unterseite mit Kakaowachs bestrichenen Blättern beträgt, kann aus mehreren Gründen nicht überraschen. Zunächst ist nicht sicher, ob die Blattunterseite wirklich ebenso stark wie die Blattoberseite kutikular transpiriert. Ausschlaggebend dürften aber folgende zwei Tatsachen sein. Der Wassergehalt der Blätter (besonders der alten) ist bei dem Versuche ohne Kakaowachs in der 24. Stunde infolge der starken Wasserdampfabgabe zu Beginn desselben ein viel geringerer als bei den Blättern des anderen Versuches. Infolgedessen dürften die ersteren Blätter das noch vorhandene Wasser zäher festhalten als letztere. Ferner muß auf folgendes aufmerksam gemacht werden: ein Fehler ist bei allen Bestimmungen der kutikularen Transpiration der Blattoberseite in der Weise, daß die allein spaltöffnungführende Unterseite des Blattes mit Kakaowachs bestrichen wird, nicht zu vermeiden. Es ist die Tatsache, daß bei dieser Versuchsanstellung die kutikulare Transpiration der Oberseite größer wird als unter normalen Umständen. Diese Beobachtung machte zuerst Unger[1]), dann Comes[2]), mir selbst fiel sie während meiner Untersuchungen wiederholt auf. Diese Fehlerquelle ist es, auf welche schon früher (S. 403/404) hingewiesen wurde.

Auch in Brioni wurden im Sommer Versuche mit Zweigen, die ohne Wasser nach Verschluß der Schnittflächen mit Kakaowachs exponiert wurden, vorgenommen. Die Zweige lagen auf einem Brette im Freien, tagsüber im direkten Sonnenlichte. Da ihre Wägung erst nach 24 Stunden vorgenommen wurde, konnte ein Schluß auf das Verhältnis der kutikularen und stomatären Transpiration wegen des eben beschriebenen verschiedenen Verhaltens der Spaltöffnungen nicht gezogen werden; doch sind die Zahlen von Wichtigkeit, weil sie die Transpiration bei Wassermangel unter normalen Außenbedingungen lehren. Es seien die absoluten Transpirationsverluste pro 1 dm² einfache Blattfläche in g und in Prozenten des Frischgewichtes nebenstehend mitgeteilt.

Fassen wir die Ergebnisse der Untersuchungen über die Transpiration der immergrünen Mediterranpflanzen[3]) zum Schluße kurz zusammen, so erhalten wir auf die eingangs gestellten Fragen folgende Antworten. Die Transpiration im Frühjahr schwankte zwischen 1,70 und 6,10 g pro 1 dm²

1) Unger, F., Neue Untersuchungen über die Transpiration der Pflanzen, Sitzber. K. Akad. d. Wissensch. Wien Bd. XLIV, S. 187 u. 327.

2) Comes, O., Azione della temperatura, della umidità relativa et della luce sulla traspiratione delle piante. Rendic. della R. Acad. delle science fis. et mat. di Napoli 1878.

3) Mit Ausnahme der *Cistus*-Arten, welche vom Typus des Hartlaubblattes in jeder Beziehung abweichen.

einfache Blattfläche und Tag. Die Transpiration in direktem Sonnenlicht zur Mittagszeit betrug das 1,4—3,3fache der durchschnittlichen Transpiration pro Stunde.

Transpiration ohne Wasserzufuhr im Sommer.

		Transpirationsverluste pro 1 dm^2 in 24 h	
		In g	In %
Quercus	a.	1,13	22
	j.	2,38	41
Laurus	a.	1,41	29
	j.	0,42	14
Pistacia	a.	1,39	17
	j.	0,84	16
Myrtus	j.	0,95	18
Arbutus	a.	1,11	21
	j.	0,70	22
Olea	j.	1,02	19
Viburnum	a.	2,50	32
	j.	1,04	25
Spartium		0,50	33

Die Transpirationsverluste im Sommer bewegten sich zwischen 1,64 und 20,83 g, bezogen auf die gleichen Einheiten. In direkter Mittagssonne gaben die Blätter 1,53—4,09 mal soviel Wasserdampf ab wie in einer Durchschnittsstunde.

Die Transpiration im Sommer war im Durchschnitt von 6 untersuchten Arten (bei der angewendeten Versuchsanstellung) 2,4mal größer als die im Frühjahr.

Im Sommer gaben alte (vorjährige) Blätter aller untersuchten Arten mit Ausnahme von *Rhamnus Alaternus* bedeutend mehr Wasserdampf ab als junge (diesjährige). Der Quotient schwankte zwischen 1,35 und 6,09 und betrug im Durchschnitt 2,91.

Die kutikulare Transpiration der (spaltöffnungslosen) Blattoberseiten betrug im Sommer 0,41—3,20 g pro 1 dm^2 und 24 Stunden. Sie war (Ende Juli) bei jungen Blättern im allgemeinen etwas größer als bei alten. Die Gesamttranspiration betrug bei alten Blättern das 3,37—12,78fache, bei jungen das 1,46—6,50fache der kutikularen Transpiration der Blattoberseite. Die starke Wasserdampfabgabe der vorjährigen Blätter ist eine stomatäre und erklärt sich aus dem langsameren (vielleicht auch unvollkommeneren) Schließen der Spaltöffnungen. Erst im Herbste wird auch die kutikulare Transpiration alter Blätter größer als die junger.

Die Transpiration tagsüber in der Sonne befindlicher Blätter beträgt im Frühjahr das 1,68—3,62fache, im Sommer das 1,26—5,20fache von Blättern, die stets im Schatten gehalten wurden.

Die Assimilation.

Ein annähernd genaues, durch Zahlen auszudrückendes Maß der täglichen Assimilationsgröße einer bestimmten Blattfläche einer Pflanze kann nur dadurch gewonnen werden, daß man durch vergleichende Wägung die Summe der tagsüber gespeicherten und ausgewanderten Stärkemengen bestimmt. Dieses zuerst von Sachs[1]) angewendete Verfahren eignet sich, wie er selbst angibt, ausschließlich für sehr große Blätter, aus welchen für die Untersuchung große Blattstücke herausgeschnitten werden können. Für die kleinen Blätter der immergrünen Gewächse wäre diese Methode nicht mit Vorteil anzuwenden gewesen. Ich versuchte daher, wie dies auch Stahl[2]) getan hat, mittels der Sachsschen Jodprobe die jeweils vorhandenen Stärkemengen nachzuweisen und aus ihnen auf die relative Größe der Assimilation zu schließen. Es konnte dieser Weg umso eher eingeschlagen werden, als es sich bei der vorliegenden Untersuchung gar nicht um die absoluten Assimilationsgrößen handelte, sondern nur das assimilatorische Verhalten der Blätter in den verschiedenen Jahreszeiten geprüft werden sollte.

Die Probe auf Stärke wurde an den mit Alkohol entfärbten Blättern mittels einer wässerigen Jodjodkalium-Lösung vorgenommen. Es zeigte sich nämlich, daß mit Lösungen von Jod in Wasser, Alkohol oder Glyzerin nicht immer einwandfreie Resultate zu erreichen waren, indem sich unter Umständen die Stärke mit ihnen nur zum Teile oder gar nicht färbte. Ferner stellte sich im Laufe der Untersuchung heraus, daß die Jodprobe, wie sie Sachs eingeführt hat, sich für die zu untersuchenden Blätter nur wenig eignete. Das Hartlaub besitzt, wie im anatomischen Teile der Arbeit näher auszuführen sein wird, stets sehr dicke, stark kutinisierte oder auch verholzte Epidermisaußenwände, welche das Eindringen der Jodlösungen sehr erschweren und sich mit diesen oft so dunkelbraun färben, daß ihre braune Farbe eine eventuelle schwache, aber auch stärkere Blaufärbung im Inneren des Blattes völlig verdecken kann; dasselbe kann durch die häufig vorhandenen sich mit Jodlösungen bräunenden Trichome geschehen. Besonders dort, wo es sich darum handelt, die letzten Spuren von Stärke nachzuweisen, reicht dieses Verfahren nicht aus; dagegen leistet es insofern sehr gute Dienste, als es mit einem Blick zu erkennen gestattet, ob sich alle Teile des untersuchten Blattes bezüglich ihres Stärkegehaltes gleich verhalten. Es wurde daher neben der makroskopischen Jodprobe stets auch die mikroskopische vorgenommen, d. h. es wurden Schnitte, die ver-

---

1) Sachs, J., Ein Beitrag zur Kenntnis der Ernährungstätigkeit der Blätter. Arb. d. bot. Inst. zu Würzburg Bd. III, S. 9ff., 1887. und Ges. Abh. über Pflanzen-Physiologie I, 1892, S. 359 ff.

2) Stahl, E., Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Ztg. 1894, S. 117 ff.

schiedenen Teilen des Blattes entnommen worden waren, in Jodjodkalium unter dem Mikroskope auf Stärke geprüft.

Die zur Untersuchung verwendeten Blätter wurden zu drei verschiedenen Jahreszeiten, nämlich im Winter[1]) (Februar 1906), im Frühjahr (7.—21. April 1905) und im Sommer (18.—29. Juli) in Lussin und Brioni gesammelt und sofort in Alkohol gelegt. Zum Nachweis der tagsüber gespeicherten Stärke wurden Blätter nach Sonnenuntergang eingelegt, zur Prüfung einer eventuellen nächtlichen Auswanderung der Assimilate Vergleichsmaterial morgens zur Zeit des Sonnenaufgangs gesammelt. Der Vergleich bezüglich des Stärkegehaltes am Morgen und am Abend wurde nicht, wie dies Sachs getan hatte, an den zwei Hälften ein und desselben Blattes, sondern an verschiedenen Blättern vorgenommen. Eine in dieser Hinsicht angestellte Prüfung hatte nämlich gezeigt, daß sich unter gleichen äußeren Umständen stehende Blätter so gut wie gleich verhalten. Doch wurden stets nur Blätter gleichen Alters und Sonnen- und Schattenblätter nur mit ihresgleichen verglichen. Die Ergebnisse dieser Untersuchung sollen nun etwas eingehender geschildert werden.

Die Assimilation im Winter.

Zunächst wurden abends gesammelte Blätter von *Quercus*[2]), *Laurus*, *Pistacia*, *Myrtus*, *Arbutus* und *Olea* auf ihren Stärkegehalt makroskopisch geprüft und sie zu diesem Zwecke mehrere Tage lang in einer starken Jodjodkaliumlösung belassen, hierauf in eine weiße Porzellanschale mit Wasser gelegt. *Laurus* und *Myrtus* allein ließen größeren Stärkegehalt erkennen, indem Ober- und Unterseite der Blätter bläulich erschienen. *Pistacia* und *Arbutus* waren gelbbraun, nur stellenweise bläulich gefleckt und zwar auf der Unterseite des Blattes über größere Flächen und gleichmäßiger. Die Blätter von *Olea* und *Quercus* waren rein braun. Im allgemeinen ließ die überwiegende Braunfärbung auf eine nur geringe Assimilation schließen, was durch die mikroskopische Untersuchung bestätigt wurde. Gänzlich frei von Stärke waren die Blätter von *Olea*, auch die Schließzellen enthielten scheinbar keine Stärke. Erst nach Quellung durch Kalilauge oder Anwendung von Chlorzinkjod waren in ihnen winzige Körnchen nachzuweisen. In allen übrigen Blättern war Stärke und zwar in verschiedener Verteilung vorhanden. Bei *Quercus* fand sich dieselbe besonders in den tiefer gelegenen Palisadenschichten, in den der unteren Epidermis anliegenden Palisaden, sowie im Leptomparenchym. Epidermen und Schließzellen ließen auch nach Zusatz von Chlorzinkjod keine Stärke

---

1) Herr Dr. Otto Lenz, Kurarzt in Brioni, war so liebenswürdig, für mich zu dieser Zeit in entsprechender Weise Material zu sammeln, wofür ich ihm auch an dieser Stelle herzlich danke.

2) Im folgenden sollen wieder der Kürze halber stets nur die Gattungsnamen angeführt werden; es verstehen sich darunter stets die früher angegebenen Spezies.

erkennen. Bei *Laurus* fällt der ziemlich reichliche Stärkegehalt des Leitparenchyms und beider Epidermen auf. Die Schließzellen, ferner die zweite Palisadenschichte und das angrenzende Schwammparenchym enthalten sehr kleine Stärkekörner. *Pistacia* besitzt nur sehr wenig kleine Körner, am meisten noch in den unter den Palisaden liegenden Schwammparenchymzellen. Mit Chlorzinkjod waren Spuren von Stärke in den Palisaden, beiden Epidermen und den Schließzellen nachzuweisen. *Myrtus* zeigt in allen grünen Zellen kleine Körner, Chlorzinkjod macht solche auch in der unteren Epidermis und den Schließzellen sichtbar. Bei *Arbutus* endlich waren größere Körner nur in der zweiten Palisadenschichte nachzuweisen, Spuren von Stärke fanden sich im unteren Teile der ersten Palisadenschichte, etwas mehr im Schwammparenchym. Epidermen, Schließzellen und Leitparenchym waren stärkefrei.

Im allgemeinen ist der Stärkegehalt also ein sehr geringer, die Stärkekörner erscheinen nur als kleine Einschlüsse der Chloroplaste und erfüllen diese niemals gänzlich. Die äußerste Palisadenschichte ist überall fast oder ganz stärkefrei; ihre Chloroplaste sind gegen die Basis der Zellen zurückgezogen und hier gehäuft, wie dies schon Kraus[1]) an immergrünen Blättern im Winter beobachtet hat. Am relativ meisten Stärke findet sich in der Mitte der Blätter, also in den unteren Palisaden oder im angrenzenden Schwammparenchym. Auffallend, aber vorderhand nicht zu erklären, ist das Fehlen oder Auftreten sehr kleiner kaum nachzuweisender Stärkekörner in den Schließzellen aller untersuchten Pflanzen[2]).

Von dem am Morgen gesammelten Blättern wiesen bei makroskopischer Jodprobe nur die von *Laurus* und *Myrtus* leichte Blaufärbung auf und zwar beide schwächer als abends, *Myrtus* deutlich nur auf der Unterseite. Alle übrigen Blätter waren braun. Wie die mikroskopische Prüfung lehrte, fehlte aber nur bei *Olea* und *Quercus* die Stärke gänzlich. *Laurus* besaß wie abends Stärke im Leitparenchym und den Epidermen, doch waren die Körner in den letzteren bedeutend kleiner. *Myrtus* zeigte Stärke besonders in den kurzen palisadenartigen Zellen über der unteren Epidermis. *Pistacia* und *Arbutus* enthielten einige Stärke im Schwammparenchym. Die Verhältnisse in den Schließzellen zeigten nirgends einen wesentlichen Unterschied.

Zusammenfassend läßt sich also feststellen, daß alle untersuchten Blätter bis auf *Olea*, wenn auch zum Teil sehr schwach assimiliert hatten, die gebildeten Stärkemengen aber — ausgenommen *Quercus* — in der Nacht nur zum Teil ausgewandert waren. Auf diese Tatsache wird im folgenden noch näher einzugehen sein.

1) Kraus, Weitere Mitteilungen über die winterliche Färbung immergrüner Gewächse. Sitzber. d. physik.-mediz. Sozietät in Erlangen, 11. März 1872.

2) Ebenso fand Lidforss, daß bei wintergrünen Blättern der Flora Mitteldeutschlands die Schließzellen während der kalten Jahreszeit fast immer gänzlich stärkefrei sind, wogegen sie reichlich Glukose enthalten. Vergl. Lidforss, Bengt, Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora. Botan. Centralbl. Bd. LXVIII. 1896. S. 35—37.

Die Assimilation im Frühjahr.

Zur Untersuchung wurden die Sklerophyllen: *Quercus*, *Laurus*, *Pistacia*, *Myrtus*, *Arbutus*, *Olea*, *Phillyrea*, *Viburnum*, ferner die Rutensträucher *Spartium* und *Osyris* sowie *Cistus villosus* und *C. monspeliensis* herangezogen. Alle Blätter zeigten des Abends gesammelt und der Jodprobe unterworfen makroskopisch beiderseits tief schwarzviolette Färbung, bei *Olea* und *Quercus* auf der Unterseite erst dann, wenn die sich bräunenden Trichome entfernt wurden. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß sich in den Blättern sämtlicher Pflanzen in allen grünen Zellen (Palisaden und Schwammparenchym) massenhaft sehr große Stärkekörner befinden, welche sich auch bei Behandlung mit Jodwasser intensiv färben; auch das Leitparenchym aller Blätter enthielt mehr oder weniger Stärke. Für die einzelnen Pflanzen ist im speziellen nur wenig zu bemerken. Sehr auffallend ist der enorme Gehalt an großen zusammengesetzten Stärkekörnern in beiden Epidermen, dem Leitparenchym und dem Blattrand von *Laurus*, es finden sich in diesen Geweben viel größere Körner als in den grünen Zellen der Blätter. Auch bei *Olea* finden sich größere Körner in der oberen, kleinere in der unteren Epidermis. Ähnlich verhält sich *Viburnum*, während *Myrtus* nur in der unteren Epidermis etwas Stärke besitzt. Den Epidermen der übrigen Pflanzen fehlt dieselbe ganz. Bei *Spartium* enthalten die assimilierenden Gewebe des Blattes sehr große Stärkekörner, die der Achse bedeutend kleinere. Dagegen sind hier die sekundären Markstrahlen mehrjähriger Achsen reich mit Stärke erfüllt; das Mark enthält ziemlich kleine Körner. Im allgemeinen zeigt das Blatt viel ausgiebigere Assimilation; es ist ganz mit Stärke erfüllt und erscheint an Querschnitten bis auf die Epidermen und Gefäßbündel schwarzviolett. Es bestätigt also die Jodprobe die auf Grund der Transpirationsversuche ausgesprochene Annahme, daß den Blättern im Frühjahr eine große Bedeutung bezüglich der Assimilation zukommt. In der Achse übertrifft die Menge der Wanderstärke die der assimilierten. Bei *Osyris* enthielten die grünen Gewebe der Blätter und der Achse in großer Menge Stärke, am meisten aber das Mark und die Markstrahlen.

Die Prüfung des am frühen Morgen gesammelten Materiales brachte insofern eine Überraschung, als die Blätter insgesamt noch reichlich Stärke enthielten, also die vollständige nächtliche Auswanderung der Stärke, wie sie Sachs[1]) für die Pflanzen unserer Klimate feststellte, nicht stattgefunden hatte. Immerhin zeigten die Blätter bei der Jodprobe gegenüber den abends gesammelten einen deutlichen Unterschied insofern, als sie auf der Oberseite mehr oder weniger braun erschienen und nur auf der Unterseite blauviolett gefärbt waren. Diese Tatsache fand in der mikroskopischen Unter-

1) Sachs, J., l. c.

suchung ihre Erklärung. Überall nämlich waren die Palisaden ganz oder teilweise entleert, während das Schwammparenchym noch reichlich Stärke enthielt. Doch sind die Stärkekörner in der Regel kleiner, als sie des Abends waren. Während sie nämlich zu dieser Tageszeit meist so groß sind, daß die Chloroplaste von ihnen ganz erfüllt werden und nur als feine Überzüge erscheinen, sind morgens die Stärkekörner nur kleine Einschlüsse der deutlich sichtbaren Chlorophyllkörner. Im Leitparenchym findet sich auch jetzt reichliche Stärke, während sie aus den Epidermen von *Olea* und *Pistacia* verschwunden ist. Dagegen finden sich bei *Laurus* auch des Morgens sehr große Stärkekörner in beiden Epidermen. Da die Stärkekörner hier nicht in Chloroplasten, sondern in Leukoplasten liegen, kann es sich nicht um autochthone, sondern nur um Wanderstärke handeln. Diese Tatsache macht nun die Annahme wahrscheinlich, daß die Auswanderung der Assimilate wenigstens zum Teil durch die Epidermen erfolgt. Ihre noch näher zu besprechenden anatomischen Charaktere, vor allem die auffallend reiche Tüpfelung der Radial- und Innenwände scheinen dafür zu sprechen; ebenso der innige Anschluß an das Leitparenchym aller Gefäßbündel, welches gleichfalls allseits von Tüpfeln durchsetzt wird und ganz gleich gebaute Stärkekörner enthält; die Körner sind hier wie erwähnt groß und stets zusammengesetzt, während sich in den grünen Zellen sehr kleine meist einfache Körner finden. Die Figuren 8 und 9 zeigen die Verteilung der Stärke in den Epidermen — die Körner liegen in der Regel den Radialwänden an — sowie den Bau des einzelnen Korns. Bekanntlich haben sich für die Möglichkeit einer Auswanderung der Assimilate durch die Epidermen bei isolateralen Blättern Heinricher[1]) und Volkens[2]) ausgesprochen. Bei *Laurus* scheint eine solche, obwohl das Blatt deutlich bifazial gebaut ist, tatsächlich vorzukommen.

Zusammenfassend können wir konstatieren, daß im Frühjahr tagsüber eine sehr ausgiebige Assimilation stattfindet und die Blätter des Abends wohl das Maximum von Stärke enthalten, das sie überhaupt zu speichern vermögen. Die nächtliche Auswanderung ist nur eine teilweise, die ausgiebigste Entleerung findet in den Palisaden statt. Ob dem im Frühjahr so ist, oder auch eine vollständigere Auswanderung unter Umständen statthaben kann, muß vorderhand dahingestellt bleiben. Ich möchte nur das eine bemerken, daß zu meiner Beobachtungszeit die Nächte noch ziemlich kühl (Durchschnittstemperatur 10° C.) waren. Da nun Sachs[3]) gefunden hat, daß in kühlen Nächten (Temperatur 9° C.) die Auswanderung der Stärke bei Pflanzen warmer Klimate unterbleibt, so halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß in den wärmeren Nächten des Mai und Juni eine stärkere, vielleicht vollständige Entleerung der Blätter erfolgt.

1) Heinricher, E., Über isolateralen Blattbau. Pringsh. Jahrb. Bd. 15.

2) Volkens, G., Die Flora der ägypt.-arab. Wüste. Berlin 1887.

3) Sachs l. c.

Die Assimilation im Sommer.

Die im Sommer abends gesammelten Blätter zeigten, der Jodprobe unterworfen, zum Teil rein braune Färbung, zum Teil waren sie unregelmäßig schwach blau gefleckt und zwar: dunkelbraun bis gelbbraun waren *Quercus* (Sonnenblätter), *Laurus*, *Pistacia*, *Myrtus*, *Rhamnus*, *Olea*, *Osyris* (Blatt und Achse); auf Ober- und Unterseite leicht blau gefleckt: *Quercus* (Schattenblätter), *Arbutus* und *Viburnum*. Bei *Spartium* waren die alten Achsen braun, die jungen bläulich. *Phillyrea* zeigte beiderseits eine ziemlich gleichmäßige braunviolette Farbe. Am Morgen gesammelte Blätter waren insgesamt fast rein braun. Aus diesen Beobachtungen geht bereits hervor, daß im Sommer gar keine oder nur eine sehr geringe Stärkespeicherung erfolgt. Die mikroskopische Nachprüfung ergab dasselbe. Für die einzelnen Pflanzen ist folgendes anzuführen: Frei von Stärke waren: *Olea*, *Laurus*, *Quercus* (Sonnenblatt) und *Osyris* (Blatt und Achse); doch besaßen alle diese Pflanzen in den Schließzellen wohlentwickelte Stärkekörner. *Myrtus* ließ Spuren von Stärke stellenweise in den Palisaden der Oberseite und den palisadenähnlichen Zellen der Unterseite, sowie im Leitparenchym erkennen, *Rhamnus* sehr geringe Mengen im Schwamm- und Leitparenchym, *Pistacia* im unteren Schwammparenchym. *Arbutus* enthielt stellenweise größere Körner in den Palisaden, kleinere im Schwammparenchym, ähnlich verhielt sich *Viburnum*. Die Schattenblätter von *Quercus* zeigten kleine Stärkekörner in den Palisaden. *Spartium*, welches die Blätter im Sommer bekanntlich verliert, besaß Stärke besonders in den Palisaden der jüngsten Achsen, aber auch in geringer Menge in denen der älteren sowie im Leitparenchym und den sekundären Markstrahlen. Nirgends erreichten die spärlich vorhandenen Stärkekörner die Größe der Körner im Frühjahr. Nochmals betont zu werden verdient aber, daß alle Schließzellen normale Stärkemengen enthielten. Des Morgens gesammelte Blätter erwiesen sich auch bei mikroskopischer Prüfung, bis auf die Schließzellen, so gut wie frei von Stärke.

Eine besondere Besprechung verdienen die sommerlichen Assimilationsverhältnisse der Cistrosen. Die beiden Ende August 1906 in Brioni untersuchten Arten — *C. villosus* L. und *C. monspeliensis* L. — verhalten sich diesbezüglich im wesentlichen gleich. Das Blatt ist abends im allgemeinen stärkefrei bis auf minimale Stärkemengen, die sich hin und wieder in den Palisaden finden. Doch tritt in gewissen Partien des Blattes ganz regelmäßig großkörnige Stärke auf und zwar in dem zu beiden Seiten der vorspringenden größeren Blattnerven gelegenen grünen Gewebe (siehe den anatomischen Teil der Arbeit) sowie am Blattrande in den Palisaden und im Schwammparenchym. Wie diese eigentümliche Stärkeverteilung mit der Versorgung des Blattes mit Wasser zusammenhängt, wird erst später, bei der Anatomie der *Cistus*-Arten, auszuführen sein. Hier sei nur noch bemerkt, daß es experimentell gelingt, die Cistrosen auch im Sommer zur

Speicherung von Stärke zu veranlassen. Es wurde je ein kleiner beblätterter Zweig von *C. villosus* und *C. monspeliensis* am Vormittag abgeschnitten und in ein Gefäß mit Wasser getaucht; überdies wurden die Blätter leicht mit Wasser besprengt. Eine vorher angestellte Prüfung hatte gezeigt, daß die Blätter bereits in den oben beschriebenen Partien etwas Stärke enthielten, sonst aber stärkefrei waren. Zu Beginn des Versuches waren die Blätter — so wie sie sich zu dieser Jahreszeit an den Sträuchern befinden — stark zusammengeschrumpft und von welkem Aussehen. In kurzer Zeit erholten sie sich, wurden frisch und turgeszent und zeigten abends, nachdem sie die ganze Zeit über in der Sonne im Freien gestanden hatten, im ganzen grünen Teile des Blattes regelmäßig verteilt großkörnige Stärke.

Für die auffallende Tatsache, daß allen untersuchten Hartlaubblättern im Sommer zu jeder Tageszeit[1]) Stärkeeinschlüsse ganz oder fast ganz fehlen, können von vornherein zwei Erklärungen herangezogen werden. Hohe Lufttemperatur bewirkt, wie Sachs[2]) gezeigt hat, eine sehr rasche Auswanderung der Stärke aus den Blättern. Man könnte nun den extremen Fall annehmen, daß infolge sofortiger Auswanderung der Assimilate in löslicher Form eine Speicherung derselben als Stärke überhaupt nicht zustande kommt. So hat Sachs tatsächlich gefunden, daß an sehr heißen Julinachmittagen, bei einer Temperatur von 30—35° C. die Blätter von *Helianthus* weniger Stärke enthielten als vormittags, und solche von *Tropaeolum* und *Nicotiana* fast stärkefrei waren.

Eine andere mögliche Erklärung der Tatsache liegt aber in folgendem: die sehr weitgehende Trockenheit des Bodens im Sommer bewirkt Verschluß der Spaltöffnungen und schneidet so die Möglichkeit einer Assimilation ab. Aus einer Reihe von Gründen, auf die nunmehr einzugehen sein wird, halte ich die letztere Annahme für die richtige. Wie zuerst Leitgeb[3]) gezeigt hat, »erfolgt ein Spaltenverschluß unter allen Umständen infolge zu geringer Bodenfeuchtigkeit und häufig bevor noch irgend ein Welken der Pflanzen bemerkbar ist«. Leitgeb verwendete für seine in dieser Hinsicht angestellten Experimente nur drei Pflanzen (*Viola* sp., *Orchis maculata* und *Amaryllis formosissima*). Dagegen hat Aloi[4]) zur Klärung dieser Frage eine große Anzahl von Versuchen angestellt. Er kommt auf Grund derselben zu folgendem Resultat[5]). »Sollen Licht, Wärme und Luftfeuchtigkeit auf die Bewegung der Spaltöffnungszellen, somit auf die Transpiration der Landpflanzen einwirken, so ist ein genügender Feuchtig-

---

1) Auch zur Mittagszeit, wie Proben lehrten.

2) Sachs, J., l. c. S. 361 und 367—369.

3) Leitgeb, H., Beiträge zur Physiologie des Spaltöffnungsapparates. Mitt. d. Bot. Inst. Graz I. 1886.

4) Aloi, Influenza dell' umidità del suole sul movimento delle cellule stomatiche. Catania 1894.

5) Zitiert nach Botan. Jahresbericht Bd. 23, I, 1895, S. 34 (Solla).

keitsgrad im Erdboden erforderlich. Fehlt dieser Feuchtigkeitsgrad, so bleiben die Spaltöffnungen trotz jeder anderwärtigen Einwirkung geschlossen.« Andererseits hat nun Stahl[1]) gezeigt, daß bei welken Blättern ebenso wie bei Blättern, deren allein spaltöffnungsführende Unterseite mit Kakaowachs bestrichen war, jegliche Assimilation unterbleibt, d. h., daß mit Hilfe der Sachsschen Jodprobe keine Spur von Stärke nachgewiesen werden konnte. Er schließt daraus, »daß wenigstens bei normalem CO_2-Gehalt der Luft, der Assimilationsgaswechsel sich fast ausschließlich durch die Stomata vollzieht und der durch die kutikularisierten Häute vor sich gehende Gasaustausch ihm gegenüber als ein ganz minimaler betrachtet werden muß«.

Wenn nun den immergrünen Blättern der Mediterranpflanzen zur Zeit der größten Trockenheit Stärke ganz oder fast ganz fehlt, so dürfte dies seinen Grund wohl auch darin haben, daß die Stomata infolge zu geringer Bodenfeuchtigkeit geschlossen sind und so eine stärkere Assimilation unmöglich gemacht wird[2]). Es können vielleicht trotzdem in sehr geringer Menge Assimilate gewonnen werden (da der Spaltenverschluß kaum immer ein vollkommener sein dürfte), welche aber bei der hohen Temperatur sofort, ohne gespeichert zu werden, auswandern. Es ist übrigens auch guter Grund vorhanden anzunehmen, daß bei den früher erwähnten Versuchen von Sachs sich das Fehlen von Stärke nicht allein aus der raschen Auswanderung, sondern auch aus gleichzeitigem Verschluß der Spaltöffnungen erklärt. Eine rasche Entleerung der Blätter war zweifellos eingetreten, doch wären die Stärkemengen wohl gleichzeitig erneuert worden, wenn nicht infolge der großen Hitze und Trockenheit die Spaltöffnungen sich geschlossen hätten. Dafür spricht die Angabe von Sachs, daß nach eingetretenem Regen die Blätter sehr bald wieder Stärke enthielten. Für die Cistrosen wurde durch den oben beschriebenen Versuch der Beweis erbracht, daß die Trockenheit des Bodens allein den Grund für das Ausbleiben einer Assimilation bildet, indem bei künstlicher Wasserzufuhr Stärkespeicherung in den Blättern eintrat. Dasselbe Experiment wurde auch mit einigen Hartlaubgewächsen vorgenommen, ohne indes zu einem positiven Resultat zu führen. Es ist möglich, daß die große Lufttrockenheit zur Zeit dieser Versuche (31—40% tagsüber, Ende August 1906), das Ausbleiben einer stärkeren Assimilation verschuldete; doch halte ich es für wahrscheinlicher, daß es sich bei der Sommerruhe dieser Pflanzen um einen stationären Zustand handelt, welcher durch die im Experimente vorgenommene Art der Wasserzufuhr allein nicht aufgehoben werden kann. Bei den Cistrosen liegen die Verhältnisse insofern anders, als diese infolge der Aufnahme des stets reichlich vorhandenen Taues durch die Blätter auch im Sommer zu teilweiser Assimilation befähigt sind.

1) Stahl, E., l. c. S. 127—133.
2) Eine entscheidende Prüfung der Frage mit Hilfe der gasanalytischen Methode, welche aus äußeren Gründen zur Zeit nicht vorgenommen werden konnte, behalte ich mir vor.

Es tritt also nach der angenommenen Erklärung für die Hartlaubgewächse (zunächst nur für die untersuchten Arten) eine mehr oder weniger weitgehende Sommerruhe ein. Dafür spricht auch ihr tatsächliches Verhalten. Die jährliche Entwicklung der Sklerophyllen spielt sich der Hauptsache nach im Frühjahr ab. Sie beginnt zum Teil schon sehr früh, so statten nach Grisebach[1]) der Ölbaum und die Karuben (*Ceratonia Siliqua* L.) ihre Triebe schon im Sommer mit jungen Blättern aus. Der Erdbeerbaum und der immergrüne Schneeball blühen im Winter, oft schon im Dezember, reifen ihre Früchte aber erst nach den andauernden Herbstregen im Spätherbst oder gleichfalls im Winter. Bei *Arbutus* kommt es derart häufig dazu, daß die leuchtendroten Früchte des Vorjahrs mit den neuen weißen Blüten gleichzeitig die Bäume zieren. Auch der Ölbaum, Lorbeer, Pistazie und Karube reifen sehr spät, die Ernte der Ölfrucht findet meist Mitte November statt. Der am spätesten (im Juni) blühende Hartlaubstrauch, die Myrte, trägt seine Früchte gleichfalls noch im Winter. Diese außerordentlich langsame Entwicklung der Frucht wird verständlich, wenn wir annehmen, daß im Sommer eine 2—3 monatliche Vegetationsruhe eintritt.

Die klimatologischen Verhältnisse des Gebietes legen übrigens die Annahme eines »Sommerschlafes« so nahe, daß mehrere Forscher, ohne darüber Untersuchungen angestellt zu haben, von vornherein dafür eingetreten sind. Besonders interessant sind die diesbezüglichen Ausführungen Grisebachs[2]), der schon im Jahre 1872, also vor den Untersuchungen Sachs', Leitgebs u. a. die Notwendigkeit einer solchen Sommerruhe auf Grund des Verhaltens der Spaltöffnungen erkannt hat. Er sagt darüber folgendes: »Den eigentlichen Herd der Verdunstung bilden die Lufthöhlen der Blätter, die nur durch Spaltöffnungen mit der Atmosphäre in Verbindung stehen. Da aber diese mikroskopischen Eingangspforten der Luft sich bei geminderter Schwellung der Zellen verschließen, so ist ein Blatt mit hinlänglich verstärkter Oberhaut gegen die Verdunstung vollständig abgeschlossen und in diesen Zustand versetzt also die trockene Jahreszeit die immergrünen Gewächse. Sie bewahren ihren Saft, ihr Gewebe bleibt unverändert, aber auch ihre Ernährung hört auf und in diesem ruhenden Zustande verharren sie, bis die Herbstregen den Saftumtrieb wieder einleiten und um die Zellen wieder schwellen und die Spaltöffnungen die Luft wieder einlassen.« Später sind dann auch Schimper[3]), Beck[4]) u. a. für eine Sommerruhe der immergrünen Gewächse der Mittelmeerflora eingetreten.

Es bleibt nun noch ein scheinbarer Widerspruch zu lösen: das sind die hohen Transpirationszahlen, welche ich und vor mir Bergen bei den im Sommer angestellten Transpirationsversuchen erhalten haben. Diese

1) Grisebach l. c. S. 276.
2) Grisebach l. c. S. 285.
3) Schimper l. c. S. 545.
4) Beck l. c. S. 105.

Zahlen dürfen nicht täuschen, sie ergeben sich aus der den natürlichen Verhältnissen nicht entsprechenden Versuchsanstellung. Diese zeigt nur, wie sehr die Pflanzen im Sommer transpirieren können, wenn ihnen genügend Wasser zu Gebote steht. Letzteres ist aber im Gebiet, wie die klimatologischen Beobachtungen lehren, nicht der Fall. Während im Experimente die starke Abgabe von Wasserdampf darauf beruht, daß die Spaltöffnungen infolge des im Überschusse zur Verfügung stehenden Wassers weit geöffnet sind, sind diese in Wirklichkeit infolge der weitgehenden Austrocknung des Bodens geschlossen. Es ist demnach sehr wahrscheinlich, daß die immergrünen Bäume und Sträucher im Mittelmeergebiete im Sommer sehr schwach transpirieren, daß ihre Transpiration im wesentlichen nur eine kutikulare ist und die stomatäre nur wenig oder gar nicht zur Geltung kommt. Es dürften also die tatsächlichen Transpirationswerte sich eher den bei den Experimenten ohne Wasser, als den bei den Versuchen mit Wasser erhaltenen Zahlen nähern, oder wenigstens eine Mittelstellung zwischen den beiden einnehmen.

Die Einrichtungen, welche es den immergrünen Gewächsen ermöglichen, die sommerliche Trockenheitsperiode zu überdauern, ohne die Blätter abzuwerfen, sollen nun im folgenden für die einzelnen Pflanzen besprochen werden.

Anatomische Untersuchungen.

Quercus Ilex L.[1]

Das Blatt von *Quercus Ilex* erscheint äußerlich schon dadurch dorsiventral, daß die Blattunterseite von einem dichten Filz von Sternhaaren bedeckt ist, während diese auf der glänzend glatten Oberfläche nur sehr spärlich auftreten. Es mag gleich hier bemerkt werden, daß bei der Steineiche ein weitgehender äußerlicher Unterschied zwischen Sonnen- und Schattenblättern zu bemerken ist, dem auch anatomische Unterschiede (vor allem viel geringere Behaarung und lockerer Blattbau bei den letzteren) entsprechen. Ich verweise diesbezüglich auf die ausführlichen Angaben Bergens[2]) und will im folgenden nur den Bau eines typischen Sonnenblattes besprechen.

Infolge des Fehlens eines eigentlichen Schwammparenchyms bekommt das Blatt isolateralen Charakter. Zwischen den Epidermen finden sich 4—8 Lagen palisadenartiger Zellen, welche in den obersten Lagen am längsten, schmalsten und dichtesten gelagert sind, während sie gegen die

1) Vergl. auch Schott, P. C., Der anatomische Bau der Blätter der Gattung *Quercus* etc. Dissertation Heidelberg, Breslau 1900, und Brenner, W., Klima und Blatt bei der Gattung *Quercus*. Flora 1902, S. 114 ff. Beide Arbeiten gehen auf anatomische Details wenig ein.

2) Bergen, J. V., Transpiration of Sun Leaves and Shade Leaves etc. Bot. Gazette Vol. XXXVIII, 1904.

Blattunterseite zu kürzer und breiter werden und hier etwas lockerer angeordnet sind.

Die Epidermis der Blattoberseite besteht aus kleinen, mit geraden Wänden aneinander grenzenden, unregelmäßigen Zellen mit allseits stark verdickten Wandungen. Die Außenwände besitzen mächtige Kutikularschichten. Die übrigen Wände zeigen ein eigentümliches chemisches Verhalten. Sie färben sich mit Chlorzinkjod dunkelgelbbraun, lösen sich in Schwefelsäure, erhalten bei Behandlung mit Phloroglucin-Salzsäure eine stark gelbe Färbung und bleiben bei Zusatz von schwefelsaurem Anilin farblos. Es ist an ihnen also weder eine deutliche Holz- noch eine Cellulosereaktion zu erzielen. Dagegen besitzt die gleichfalls sehr dicke Außenwand der unteren Epidermis (Fig. 1) unter einer nicht sehr starken kutinisierten Schichte eine verholzte Lamelle, an welche erst die Celluloseschichten grenzen; diese Lamelle färbt sich mit Phloroglucin-Salzsäure intensiv rot. Ebenso sind die Radial- und die dünnen Innenwände zum Teil verholzt. Die auffallendste Holzreaktion geben die Außenwände der Nebenzellen der Schließzellen, sowie letztere selbst in ihrem oberen Teil. Die verholzten Partien sind in der Zeichnung dunkel gehalten.

Die Sternhaare bestehen aus einem vielzelligen Sockel, von welchem dickwandige Haarzellen nach allen Richtungen ausstrahlen. Der Sockel ist verholzt, die Haarzellen verhalten sich chemisch wie die Zellen der oberen Epidermis.

Die Spaltöffnungen sind sehr klein und von eigentümlichem Bau. Sie sind entweder im Niveau der Epidermis gelegen oder etwas emporgehoben. Die Schließzellen zeigen am medianen Querschnitt ein enges querspaltenförmiges Lumen (Fig. 1), das ringsum (mit Ausnahme einer dünnen schmalen Stelle der Rückenwand) von verholzter Membran umgeben ist. Wie ein polarer Querschnitt (Fig. 2) oder ein durch die Zentralspalte führender Längsschnitt (Fig. 3) lehrt, sind sie an ihren Enden weitlumig und besitzen hier eine dünnere, nicht verholzte Rückenwand. Die Bauchwand wird von einer dünnen Kutikularschichte überzogen, welche eigentümliche Längsfalten bildet, die am Querschnitt als gegenüberliegende vorspringende Hörnchen erscheinen und den Vorhof einengen. Meist sind zwei größere solche Leisten vorhanden, von denen die der Zentralspalte nähere die obere an Größe übertrifft (siehe die Abbildung Fig. 1), doch können noch mehr sehr kleine Falten auftreten. Charakteristisch ist ferner, daß die Schließzellen auch dort, wo sie mit ihren Enden aneinander grenzen von der vorspringenden Kutikula überwölbt werden, so daß der Vorhof auch von dieser Seite her überdeckt wird (Fig. 3). Ein äußeres Hautgelenk ist wenn auch nicht sehr auffallend, stets vorhanden.

Mit einigen Worten muß noch auf das Leitparenchym der Gefäßbündel eingegangen werden, welches diese bis in die letzten Anastomosen begleitet und eine eigentümliche, mechanischen Zwecken dienende Aus-

bildung erfahren hat. Das Leitparenchym reicht auch dort, wo das Gefäßbündel nur noch aus wenigen Elementen besteht, stets von einer Epidermis bis zur anderen, wobei es bald größere, bald kleinere Baststränge in sich einschließt. Es besteht aus langgestreckten prosenchymatischen Zellen, welche sehr dickwandig, verholzt und reich getüpfelt sind und in der Richtung der Gefäßbündel verlaufen. Auf diese Weise wird ein System von festen Platten hergestellt, die wir nach Tschirch[1]) ihrer mechanischen Funktion entsprechend als Strebewände bezeichnen wollen. Diese Strebewände tragen beiderseits die derben Epidermen und verhindern, auch bei starkem Wasserverlust, ein Welken des Blattes, indem sie dessen Querschnittsform erhalten und so ein Kollabieren des zartwandigen Mesophylls unmöglich machen. Solche Strebewände treten bei der Mehrzahl der untersuchten Sklerophyllen auf und verleihen nebst den Epidermen dem Blatte seine Festigkeit. Bei *Laurus*, wo sie die schönste Ausbildung zeigen, soll auf sie noch weiter eingegangen werden. Vergleichsweise wurde auch *Quercus Suber* L. untersucht. Dieser Baum kommt in zahlreichen stattlichen Exemplaren in der Umgebung von *Pola* wild vor, wo er wohl seinen nördlichsten Standort erreicht. Der Blattbau ist dem von *Quercus Ilex* sehr ähnlich. Auch hier ist die Unterseite von Sternhaaren dicht bedeckt, das Mesophyll besteht aus mehr oder weniger palisadenartig gestreckten Zellen, die ähnlich gestalteten Epidermen zeigen die gleiche chemische Beschaffenheit. Die Schließzellen der Spaltöffnungen (Fig. 4) sind auch hier in ihrem oberen Teile verholzt, stärker emporgehoben als bei *Quercus Ilex* und mit viel kleineren kutikularen Leisten im Vorhof versehen. Eigentümich ist die Teilung des Hinterhofes, die dadurch zustande kommt, daß die Bauchwände hier zweimal vorspringen; die Längsansicht der Schließzellen ist der von *Quercus Ilex* sehr ähnlich. Äußere Hautgelenke sind deutlicher entwickelt. Schließlich treten ganz ähnliche Strebewände wie bei der Steineiche auf.

Osyris alba L.

Die sehr interessanten anatomischen Verhältnisse dieses Rutenstrauches wurden zum Teil bereits von Behm[2]) untersucht und beschrieben. Blätter und Achse sind, wie meine Versuche gezeigt haben, an der Assimilation in gleicher Weise beteiligt und sollen beide im folgenden beschrieben werden.

Das an der Achse steil aufgerichtete Blatt ist ausgesprochen isolateral gebaut. Die beiderseitigen Epidermen sind gleichartig, allseits ziemlich dickwandig und an den vorgewölbten Außenwänden mit einer starken Kuti-

1) Tschirch, A., Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort Halle 1881. — Derselbe, Der anatomische Bau des Blattes von *Kingia australis* R. Br. Abh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg XXII, Berlin 1881.

2) Behm, Beiträge zur anatomischen Charakteristik der Santalaceen. Botan. Zentralblatt, Bd. 62, 1895, bes. S. 200 ff.

kularschicht überdeckt (Fig. 5). Das assimilierende Gewebe besteht fast ausschließlich aus Palisaden, welche von einer Epidermis zur andern in 6—8 oder mehr Lagen reichen können, oder in der Blattmitte von 1—2 Schichten rundlicher Zellen, welche zwischen den Gefäßbündeln liegen, unterbrochen sind.

Außer den collateralen Bündeln treten mit diesen parallel Zellzüge auf, welche ausschließlich aus Tracheiden bestehen, die zum größten Teile als Speichertracheiden entwickelt sind. Dieselben sind kurz und breit und besitzen meist netzförmige oder auch spiralige Wandverdickungen. Da auch die Tracheiden in den letzten Ausläufern der collateralen Bündel diese Gestalt annehmen, finden sich in der Mitte des Blattquerschnittes Speichertracheiden in großer Zahl.

Sehr reich ist das Mesophyll an festen Ablagerungen. Drusen von oxalsaurem Kalk treten überall in großer Menge auf, ferner, besonders zwischen den Gefäßbündeln, eigentümliche verkieselte Zellgruppen. Wie Behm gezeigt hat, kommt diesen in der Familie der Santalaceen eine weitere Verbreitung zu. Bei *Osyris alba* entspringen die Kieselkörper in Gestalt von flachen oder halbkugeligen Linsen den Membranen; sie können sich dann aber noch weiter in das Zelllumen vorwölben und dieses schließlich ganz erfüllen. In der Regel verkieselt nicht die Wand einer Zelle allein, sondern zwei oder mehr Zellen an den Stellen, wo sie aneinander grenzen, so daß größere Kieselklumpen gebildet werden, die verschiedenen Zellen angehören.

Besondere Festigungseinrichtungen zeigt das Blatt nicht. Anscheinend genügen für den Schutz des kleinen schmalen Blattes die festen Epidermen.

Sehr interessant und höchst eigentümlich gebaut sind die Spaltöffnungen. Dieselben treten am Blatte beiderseits an der Achse allseits auf und sind senkrecht zur Längsrichtung der Organe, die sie tragen, orientiert. Sie besitzen im Blatte und in der Achse im wesentlichen die gleiche Gestalt. Sie sind tief eingesenkt, in der Achse noch stärker als im Blatte (Fig. 7 u. 5), so daß eine urnen- oder kaminförmige äußere Atemhöhle zustande kommt, welche zum Teil mit feinkörnigem Wachs erfüllt ist. Dieses löst sich in heißem Alkohol oder in Chloroform. Der mediane Querschnitt durch eine Spaltöffnung zeigt — zunächst im Blatte — folgendes. Die obere Hälfte der Schließzellen bis zu ihrem Lumen ist gänzlich kutinisiert (Fig. 5). An der Bauchwand hören die Kutikularschichten dort, wo das Lumen beginnt auf, dagegen reichen diese an der Rückenwand noch ziemlich tief bis an das Ende des Lumens nach abwärts, wo sie sich plötzlich verschmälern, so daß hier eine kurze verdünnte Stelle in der sonst durchwegs dicken Rückenwand entsteht. Die Bauchwand ist über eine längere Strecke verdünnt, da sich an ihr das Zelllumen verbreitert und fast bis an die die ganze Bauchwand überziehende Kutikula grenzt. Äußere Kutikularleisten sind deutlich entwickelt, dagegen fehlen die inneren gänzlich; einige leichte

Kutikularfältchen sind vielleicht eine letzte Andeutung derselben. Von einem äußeren Hautgelenk kann nicht gesprochen werden, noch weniger von einem inneren. Unterhalb ihres Lumens setzen sich nämlich die Schließzellen in eine dicke Cellulosewand fort. Ganz anders sieht der polare Querschnitt durch eine Spaltöffnung aus (Fig. 6). Die kaum eingesenkten Enden der Schließzellen sind langgestreckt und besitzen ein beiderseits von sehr dünnen Wandungen umgebenes Lumen. Wie die Längsansicht einer Schließzelle zeigt, ist der Übergang des schmalen zum weiten Lumen ein sehr plötzlicher, so daß die Zelle hier ein hantelförmiges, beiderseits eingeschnürtes Aussehen erhält. Die Spaltöffnungen der Achsen (Fig. 7) sind ganz ähnlich gebaut. Die enormen Kutikularschichten der Epidermisaußenwände verdünnen sich über den Nebenzellen der Schließzellen erheblich, ohne daß aber ein eigentliches äußeres Hautgelenk zustande kommt. Sie wölben sich dann auch hier über das Lumen vor, reichen aber an den Rückenwänden noch tiefer, ohne sich zu verdünnen.

Die Art und Weise, wie diese eigentümlichen Spaltöffnungen funktionieren, müßte eigens untersucht werden. Immerhin legt der Bau die Vermutung nahe, daß die Bewegung der Schließzellen ähnlich wie beim Gramineentypus erfolgen könne.

Mit einigen Worten ist noch auf den Bau der Achse einzugehen. Ihre Epidermis besitzt mächtige, gänzlich kutinisierte Außenwände, in welche vom Lumen aus eigentümliche Spalten führen (Fig. 7). Darunter liegen in 5—6 Lagen grüne Palisadenzellen, zwischen diesen isolierte Baststränge, besonders über den Leptomteilen der primären Gefäßbündel. Innerhalb der sekundären Rinde befindet sich ein geschlossener Holzkörper, der ein dickwandiges, verholztes und reich getüpfeltes Mark einschließt.

Laurus nobilis L.

Die Blätter besitzen deutlich dorsiventralen Bau, wenn sie auch, besonders dort, wo sie starker Insolation ausgesetzt sind, ziemlich steil aufgerichtet sind. Der Unterschied zwischen Ober- und Unterseite tritt an den Blättern schon äußerlich hervor; erstere ist dunkelgrün und stark glänzend, letztere heller grün und schwach mit Wachs bereift. Auffallend ist der dicke, eigentümlich verbogene Blattrand.

Die anatomische Untersuchung zeigte folgendes. Die Epidermis der Oberseite besteht aus wellig ineinander greifenden Zellen (Fig. 8) mit starker Außenwand (Fig. 12). Diese ist ziemlich eben und fast in ihrer ganzen Dicke kutinisiert; die Radialwände sind von zahlreichen Tüpfeln durchsetzt, die gleichfalls getüpfelten Innenwände besitzen eine verholzte Mittellamelle.

Die untere Epidermis besitzt noch dickere Außenwände, doch sind die Kutikularschichten hier weniger entwickelt. Unter diesen, sowie zu beiden Seiten der in die Radialwände vorspringenden Kutinleisten (Fig. 11) folgen

nun verholzte Schichten, die sich mit Phloroglucin-Salzsäure intensiv rot färben und die allmählich in Celluloseschichten übergehen. Die in den Radialwänden verlaufenden Holzlamellen sind am besten an Oberflächenschnitten bei tieferer Einstellung zu sehen. Bei hoher Einstellung erblickt man die stark gewellten kutinisierten Leisten, welche die Mitte der Radialwände einnehmen (Fig. 10 nach Behandlung mit Schwefelsäure). Letztere sind überall reich getüpfelt. Die dünnen Innenwände sind anscheinend unverholzt.

Zwischen den Epidermen liegen zwei Lagen Palisadenzellen, Schwammparenchym und — meist an der Grenze beider — kugelige Ölbehälter. Letztere wurden von Haberlandt[1]) untersucht und beschrieben. Der Blattbau ist kein besonders dichter, die Interzellularen der Blattunterseite erreichen oft beträchtliche Größe. Das Schwammparenchym besteht in der Blattmitte aus kugeligen oder polygonal-isodiametrischen Zellen, gegen die Blattunterseite zu nähern sich diese oft wieder der Palisadenform.

Die Spaltöffnungen treten nur auf der Blattunterseite auf, sind stark eingesenkt und werden von den zwei parallelen Nebenzellen vollkommen überwölbt (Fig. 11). Die Außenwände der letzteren sind bis auf die kutinisierten Schichten ganz verholzt. Bei Betrachtung von Oberflächenschnitten sieht man nur die Nebenzellen, welche in ihrer Gestalt von den übrigen Epidermiszellen gänzlich abweichen (Fig. 10 nach Behandlung mit Schwefelsäure, Fig. 9 von der Unterseite betrachtet). Ihre etwas über das Niveau der Epidermis emporgehobenen Außenwände schließen einen schmalen Spalt ein, welcher zum Teil mit Wachskörnchen erfüllt ist; diese befinden sich auch im unteren Teile der äußeren Atemhöhle sowie im Vorhof; sie lösen sich in heißem Alkohol oder in Chloroform. Die Schließzellen erscheinen an den zarten Radialwänden der Nebenzellen wie aufgehängt (Fig. 11). Diese Wände sind über den Schließzellen kutinisiert, unterhalb derselben bestehen sie aus Cellulose. Dadurch wird verhindert, daß bei Verschluß der Zentralspalte aus den zarten oberen Gelenken Wasserdampf austreten kann. Die kutinisierte Lamelle zieht dann über die Eisodialleisten und reicht bis zur unteren Ansatzstelle der Schließzellen. Die Eisodialleisten sind verholzt und greifen meist übereinander. Es ist klar, daß den Schließzellen durch die Zartheit der Membranen, denen sie angrenzen, eine große Bewegungsfreiheit gesichert wird. Durch ihre Einsenkung und die Einlagerung von Wachskörnchen zwischen und über ihnen wird ein ausgiebiger Transpirationsschutz erzielt.

Über allen Gefäßbündeln bis in die letzten Anastomosen, die ein enges, ziemlich regelmäßiges Maschenwerk bilden, finden sich typische, aus Leitparenchym gebildete Strebewände, welche stets, die Gefäßbündel umschließend, von einer Epidermis bis zur andern reichen (Fig. 12). Die Zellen

1) Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl., Leipzig 1904, S. 463.

der Strebewände sind wieder prosenchymatisch, hier wiederholt durch senkrechte Querwände gefächert, dickwandig, verholzt und ungemein reich getüpfelt. Von der mechanischen Funktion der Wände kann man sich leicht dadurch überzeugen, daß man ein Blatt stark austrocknen läßt, Querschnitte herstellt und diese in Luft betrachtet. Man sieht dann, daß die Strebewände unverändert bleiben und die zwischen ihnen leicht bogig eingesenkten Epidermen tragen, zwischen welchen das Mesophyll ausgespannt bleibt. Es ist klar, daß die Strebewände als Träger auch die Biegungsfestigkeit des Blattes erhöhen. Daß sie tatsächlich auch Leitungszwecken dienen, ersieht man am Lorbeerblatt am deutlichsten, da sie hier — besonders im Frühjahr — reichlich mit Wanderstärke gefüllt sind.

Es erübrigt noch den eigentümlich gebauten Blattrand näher zu besprechen. Dieser ist stets etwas dicker als das übrige Blatt und zwar gegen die Blattoberseite zu erhöht, von weißlicher Farbe. Er besteht, abgesehen von den sehr stark verdickten Epidermen, aus zweierlei Elementen, die das Gemeinsame haben, daß sie sehr dickwandig und, besonders in den Mittellamellen, verholzt sind. Die einen Elemente sind im allgemeinen in der Längsrichtung des Blattes gestreckt, prosenchymatisch, doch von ziemlich unregelmäßiger Gestalt und Anordnung. Sie sind reich getüpfelt und stehen mit dem Leitparenchym der äußersten Gefäßbündelanastomosen in Verbindung. Sie dienen jedenfalls wie diese der Stoffableitung, worauf ihr reicher Gehalt von großer Wanderstärke im Frühjahr schließen läßt. Die anderen Zellen sind sehr groß, mehr oder weniger kugelig und stellen Exkretbehälter vor. Sie enthalten einen großen Öltropfen, der das ganze Lumen erfüllt und allem Anschein nach aus demselben ätherischen Öl besteht, das sich in den ganz anders gebauten Ölbehältern des Mesophylls befindet; wenigstens läßt der Geruch darauf schließen. Die Wand der Ölbehälter besitzt auch im Blattrand eine kutinisierte Lamelle. Alle Elemente des Blattrandes dienen infolge ihrer Dickwandigkeit und Verholzung jedenfalls auch der Festigung, und zwar insofern, als sie ein seitliches Einreißen des Blattes verhüten, sowie einer Schrumpfung oder Verkrümmung des Blattes bei Wasserverlust Widerstand leisten.

Ceratonia Siliqua L.

Der anatomische Bau der oberseits glänzenden, unterseits matten Fiederblätter ist folgender.

Die obere Epidermis ist palisadenartig gestreckt, die Außenwände sind dick und besitzen Kutikularschichten, die Radialwände sind außerordentlich zart, die Innenwände etwas dicker. Die untere Epidermis ist ähnlich gebaut, doch sind hier die Zellen niederer. Im Zellsaft der beiden Epidermen tritt reichlich Gerbstoff auf, der ihnen an Alkoholmaterial eine schokoladebraune Farbe gibt und sich mit Eisenchlorid bläut. Das von Solereder[1])

[1]) Solereder, W., Vergleichende Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899, S. 320.

für die Blattunterseite angegebene Hypoderm existiert nicht; doch macht der angegebene Bau der Epidermis es wahrscheinlich, daß sie auch als Wasserspeicher dient. Das Mesophyll besteht aus meist zwei Reihen Palisaden, Sammelzellen und einem kleinzelligen dichten Schwammparenchym. Die größeren Gefäßbündel besitzen Bastscheiden, an welche verdicktes Leitparenchym anschließt, so daß Strebewände, die wieder bis zu den Epidermen reichen, zustande kommen. Ein am Blattrande verlaufendes Gefäßbündel besitzt eine mächtige, diesem zugekehrte Bastscheide, welche das Blatt vor dem Einreißen schützt.

Die Spaltöffungen (Fig. 15) sind kaum eingesenkt, aber von wulstförmigen Vorsprüngen der Nebenzellen überragt; ein äußeres Hautgelenk ist deutlich entwickelt.

Spartium junceum L.

Es sei zunächst der Bau der assimilierenden Achse besprochen. Die Epidermis besitzt sehr dicke, ganz kutinisierte Außenwände und dünne Radial- und Innenwände. Darunter findet sich in 4—5 Lagen typisches Palisadengewebe, welches in regelmäßigen Abständen von eigentümlich gebauten Strebewänden unterbrochen wird. Diese kommen folgendermaßen zustande. Über den primären Leptombündeln finden sich typische Bastscheiden, welche etwas in das Assimilationsgewebe vorspringen. Daran grenzen nach außen zu 1—2 Lagen, im Sinne der Palisaden gestreckte, chlorophylllose Zellen mit verdickten Wandungen, hierauf folgt ein starker Baststrang, der von der Epidermis wieder durch hier rundliche, nichtgrüne, dickwandige Zellen getrennt wird. Es kommen so feste Wände zustande, welche das Palisadengewebe vor dem Einsinken schützen[1]. Die beiden Stellen, welche zwischen den Bastbündeln eingeschaltet sind, haben wohl den Zweck, einen tangentialen Stoffaustausch durch die Strebewände zu ermöglichen.

Innerhalb des Holzringes mehrjähriger Achsen findet sich das großzellige, stark getüpfelte, Leukoplasten führende Mark.

Was die Spaltöffnungen betrifft, so verweise ich auf die genaue Beschreibung und Abbildung derselben durch Porsch[2]. Hervorgehoben sei die ziemlich starke Einsenkung, die Ausbildung kräftiger Kutikularleisten und das Auftreten eines deutlichen äußeren Hautgelenkes.

Das Blatt, welches, wie schon früher erwähnt, zu Beginn des Sommers abfällt, zeigt begreiflicherweise wenig xerophile Anpassung. Es muß als dorsiventral bezeichnet werden, obwohl es sich dem isolateralen Baue nähert.

Die Epidermen sind ziemlich gleichartig, hoch, papillös vorgewölbt und

---

1) Siehe das schematische Querschnittsbild in Kerner, A. v., Pflanzenleben. I. Leipzig 1887, S. 306, wo aber fälschlich kontinuierliche Baststreifen eingetragen sind.

2) Porsch, O., Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905 S. 105 ff., Tafel III, Fig. 4—6.

besitzen starke, aber nur wenig kutinisierte Außenwände. Unter der oberen Epidermis finden sich meist zwei Reihen Palisaden, an welche sich ein aus rundlichen Zellen bestehendes Schwammparenchym anschließt. Die untersten 1—2 Zelllagen sind wieder palisadenartig gestaltet. Spaltöffnungen treten auf beiden Blattseiten deutlich eingesenkt auf. Ihre Kutikularleisten sind schwächer entwickelt, ihr äußeres Hautgelenk ist nicht so deutlich ausgebildet wie bei den Spaltöffnungen der Achse. Mechanische Verstärkungen fehlen dem Blatte. Dieses ist beiderseits von silberglänzenden Haaren bedeckt, welche aus zwei kurzen Fußzellen und einer langen Endzelle bestehen.

Pistacia Lentiscus L.

Das paarig gefiederte Blatt ist bifazial gebaut. Die Epidermen besitzen sehr dicke, fast vollkommen kutinisierte Außenwände. Die Radialwände sind getüpfelt und, wie auch die Innenwände, mit kutinisierten Lamellen versehen (Fig. 14).

Im Mesophyll fallen zunächst die oft außerordentlich langen, schlauchförmigen Palisaden auf, die, besonders bei Sonnenblättern, bedeutende Länge erreichen. An sie schließen sich 1—2 Lagen kürzere, lockere Palisaden, welche in der Blattmitte oder auch tiefer an ziemlich isodiametrisch gebaute Zellen grenzen. Hierauf folgen in mehreren Lagen kürzere Palisaden, welche bis zur unteren Epidermis reichen. Im allgemeinen herrscht also die Tendenz zur Streckung der Zellen senkrecht zur Blattfläche, und zwar besonders bei Sonnenblättern, welche dichter gebaut sind und meist aus einer größeren Anzahl von Zelllagen bestehen. Ein eigentliches Schwammparenchym fehlt. In den Zellen des Mesophylls fällt überall der hohe Gerbstoffgehalt auf, der dem Blatte an Alkoholmaterial eine braune Färbung verleiht, die durch Eisenchlorid in eine schwarzblaue übergeführt werden kann.

Die Spaltöffnungen sind nicht eingesenkt und besitzen sehr deutlich ausgeprägte äußere Hautgelenke, welche durch einen Kutinwulst der Schließzellenaußenwand knapp neben deren Ansatzstelle eingeengt werden (Fig. 14 und 15). Auffallend ist, daß die die Bauchwand überziehende Kutikularschicht im Querschnitte in kleinen Zähnen vorspringt. Diese sind besonders im Vorhof deutlich zu sehen und sind, wie die Längsansicht zeigt, Querschnitte kleiner Kutikularfalten. Solche finden sich auch auf der Oberfläche der unteren Epidermis, wo sie zwischen den Spaltöffnungen bogig verlaufen. Die Innenwände der Nebenzellen sind unter den Schließzellen sehr zart, so daß auch hier eine leichte Beweglichkeit der letzteren gesichert ist. Die die Bauchwände überziehende Kutinschicht setzt sich unmittelbar in die kutinisierte Lamelle der Epidermisinnenwände fort.

Die Gefäßbündel sind durchwegs von starken verholzten Bastscheiden umgeben, welche aber von der Epidermis durch Palisadenzellen getrennt sind. Der Medianus der Blättchen enthält im Leptom wenigstens einen Harzgang.

Der Blattrand ist durch stärker verdickte Epidermen und ein verdicktes 1—3 Zelllagen bildendes Hypoderm ausgezeichnet.

Rhamnus Alaternus L.

Das Blatt zeigt deutlich dorsiventralen Bau. Die obere Epidermis ist hoch und mit kräftigen Kutikularschichten in der ziemlich dicken Außenwand versehen, welche mit der annähernd gleich starken Celluloseschicht wellig verzahnt sind. Radial- und Innenwände sind ziemlich zart und reich getüpfelt. Bei der bedeutend niedereren unteren Epidermis fallen die sehr dicken Außenwände auf, welche fast in ihrer ganzen Mächtigkeit aus Cellulose bestehen und nur von einer verhältnismäßig dünnen, in der Umgebung der Spaltöffnungen gefältelten, kutinisierten Schicht überzogen werden (Fig. 16).

Das Mesophyll besteht aus meist drei Schichten Palisadenzellen, typischen Sammelzellen und einem dichten Schwammparenchym, welches aus kleinen eiförmigen, meist parallel zur Blattfläche gestreckten Zellen sich zusammensetzt.

Die Spaltöffnungen (Fig. 16) zeigen einen Typus, den wir ähnlich noch bei *Myrtus*, *Arbutus* und *Viburnum* antreffen werden. Sehr schön sind die äußeren Hautgelenke ausgebildet; auch innere sind vorhanden.

Strebewände fehlen dem Blatte. Nur der Medianus und der Blattrand sind durch kollenchymatisches Gewebe gefestigt.

Cistus villosus L.

Die Cistrosen weichen in ihrem anatomischen Bau vollkommen vom Typus des Hartlaubblattes ab, wie auch ihr physiologisches Verhalten ein wesentlich anderes ist. Es sei hier zunächst die Blattanatomie von *C. villosus* besprochen.

Das deutlich dorsiventral gebaute Blatt erscheint infolge seiner starken Haarbekleidung graugrün und erhält dadurch, daß der Blattrand wellig verbogen ist und die Nerven auf der Blattunterseite stark hervortreten und grubige Vertiefungen zwischen sich einschließen, ein runzeliges Aussehen.

Die obere Epidermis besteht aus ziemlich großen Zellen, welche mit geraden Wänden aneinander grenzen und nach außen und innen leicht vorgewölbt sind. Die Außenwände sind ziemlich stark, aber nur durch eine, allerdings sehr derbe, Kutikula geschützt. Die Zellen der unteren Epidermis sind kleiner und zarter, nur über den Blattnerven besitzen auch sie dicke Außenwände mit starker Kutikula.

Das Mesophyll setzt sich aus meist zwei Reihen Palisaden und einem lockeren Schwammparenchym zusammen, dessen unterste Zellen häufig wieder palisadenartig gestaltet sind. Eigentümlich ist, daß sich noch weitere grüne Zellen im Blatte finden und zwar zu beiden Seiten der großen auf der Blattunterseite vorspringenden Blattnerven. Am deutlichsten sind sie am

Medianus entwickelt. Dieser besitzt an seinen Flanken typische dicht gestellte Palisaden, unter welchen sich noch meist zwei Lagen rundlicher Zellen befinden. Wie schon früher bei Besprechung der Assimilation erwähnt wurde, sind es nebst dem Blattrande diese grünen Zellen allein, welche im Sommer Stärke speichern.

Über und unter den Gefäßbündeln findet sich auch hier starkwandiges Leitparenchym, welches, beiderseits bis zu den Epidermen reichend, dem Blatte eine gewisse Festigkeit verleiht.

Die Spaltöffnungen kommen in großer Menge in den beschriebenen Gruben der Blattunterseite vor. Im Zusammenhange mit dieser tiefen Lage und dem Schutze, welche ihnen die noch zu besprechenden Büschelhaare verleihen, sind sie stark emporgehoben und sehr zart gebaut. Sie erinnern so sehr an die — allerdings noch ausgiebiger geschützten — Spaltöffnungen von *Nerium Oleander*. Auch an der Blattoberseite treten spärlich Spaltöffnungen auf, welche aber weniger emporgehoben und von derberer Beschaffenheit sind.

An Trichomen ist das Blatt sehr reich. In besonders großer Anzahl treten überall an ihm Büschelhaare auf (siehe auch Solereder l. c. S. 92), welche dadurch zustande kommen, daß eine größere Anzahl von einzelligen Haaren neben einander dem Blatte entspringt; diese breiten sich dann auf demselben sternartig aus. Das einzelne Haar besitzt ein verholztes und getüpfeltes Fußstück, welches keilförmig zwischen den benachbarten Epidermiszellen sitzt. Der hervortretende Teil des Haares, welcher ziemlich lang ist und spitz endet, zeigt eine eigentümliche chemische Beschaffenheit, welche sehr an die für die Büschelhaare von *Quercus Ilex* beschriebene erinnert. Die dicken Wände färben sich mit Chlorzinkjod dunkler, mit Phloroglucin-Salzsäure lichter gelb und sind in Schwefelsäure bis auf die starke Kutikula löslich. Die beschriebenen Haare dienen zweifellos dem Transpirationsschutz, wofür schon die emporgehobenen Spaltöffnungen sprechen. Außer ihnen treten aber noch andere Haare auf, welche sich ausschließlich auf den größeren Blattnerven am Blattrande und am Blattstiele befinden; auch sie sind meist zu Büscheln vereint, oder auch einzeln dem Blatte inseriert. Ihr Bau ist, wenn auch im großen Ganzen den vorbesprochenen Haaren ähnlich, doch ein wesentlich verschiedener. Was an ihnen sofort auffällt, ist, daß sie in gewissem Sinne doppelt sind, d. h. daß sich scheinbar in einem sehr langen äußeren Haare ein zweites kürzeres eingeschlossen findet (Fig. 17). Diese »Doppelhaare«, auf welche schon Solereder (l. c. S. 92) aufmerksam gemacht hat, zeigen folgende chemische Beschaffenheit. Der äußere Teil des Haares, dessen Lumen ganz leer ist, gibt mit Chlorzinkjod deutliche Cellulosereaktion: er färbt sich schmutzigviolett. Das kurze eingeschlossene Haar dagegen verhält sich wie die früher beschriebenen Büschelhaare, ist also an seiner getüpfelten Basis verholzt und gibt in seinem oberen Teile die früher beschriebenen Reaktionen.

Das »innere Haar« ist von abgestorbenem Plasma erfüllt und grenzt sich ungemein scharf gegen das äußere ab. Behandelt man diese Trichome mit Schwefelsäure, so quillt sofort der äußere Haarteil stark auf, um sich in Kürze ganz zu lösen, wobei die Kutikula meist zurückgeschoben wird, indem sie sich in Falten legt. Dieselbe ist ungemein zart und besitzt eine unregelmäßig gekörnte Oberfläche. Der innere Teil des Haares bleibt zunächst erhalten und löst sich erst nach einiger Zeit. Die äußerste Lamelle desselben dagegen wird nicht angegriffen und widersteht auch bei Erhitzung der Einwirkung der Schwefelsäure. Sie ist also kutinisiert, färbt sich mit Sudan III wie die äußere Kutikula weinrot und löst sich wie diese bei Behandlung mit Schwefel-Chromsäure. Diese innere Kutikula, wie man die Lamelle wohl nennen darf, reicht bis zu der Stelle, wo das Haar dem Blatte entspringt. Die Entwicklungsgeschichte dieser eigentümlichen Haargebilde wurde an jungen Blättern von *C. monspeliensis* studiert und soll daher erst bei Besprechung dieser Pflanze erörtert werden.

Wenden wir uns nunmehr der Funktion zu, die diesen Trichomen voraussichtlich zukommt, so muß folgendes vorausgeschickt werden. Es ist sehr auffallend, daß die Cistrosen, die gerade die trockensten Stellen des Gebietes oft in großer Menge überziehen, vom Typus des Hartlaubblattes so sehr abweichen und einen so wenig xerophilen Bau zeigen. Damit im Zusammenhange steht, daß die Blätter eines abgeschnittenen Zweiges rasch welken. Es lag daher die Vermutung nahe, daß bei diesen Pflanzen eine Wasseraufnahme durch die Blätter erfolge; und in der Tat zeigte der Versuch, daß ein welker Zweig, der mit der Spitze nach unten in ein Gefäß mit Wasser getaucht wurde, wobei die mit Kakaowachs verschlossene Schnittfläche herausragte, in wenigen Stunden wieder völlig turgeszent wurde. Eine vorgenommene Wägung ergab folgendes. Ein Zweig mit 14 Blättern und ganz jungen Achselsprossen wurde nach Verklebung der Schnittfläche durch 24 Stunden im Zimmer auf einem Tisch belassen, hierauf gewogen, dann in der oben beschriebenen Weise in Wasser gebracht und nach weiteren 24 Stunden wieder gewogen. Das Frischgewicht hatte 3,93 g betragen, der Transpirationsverlust in den ersten 24^h war 1,58 g, d. i. zirka 40 % des Frischgewichtes. Nach 24stündigem Verweilen unter Wasser hatte der Zweig wieder um 1,06 g an Gewicht zugenommen, d. i. fast 27 % des Frischgewichtes und ziemlich genau $^2/_3$ des Verlustes. Bemerkt muß werden, daß die Austrocknung im Versuche wohl etwas zu weit getrieben war, jedenfalls weiter, als sie unter natürlichen Verhältnissen vorkommt. Der Zweig war gänzlich welk, die Blätter hingen schlaff herab. Am Ende des Versuches waren die ausgewachsenen Blätter, sowie die Achselsprosse wieder völlig turgeszent, nur die Spitze des Zweiges hatte sich noch nicht ganz erholt. Der Versuch wurde mit aller Vorsicht vorgenommen. In Wasser getaucht, benetzen sich die Blätter sehr rasch und werden dunkelgrün, nur die Gruben, in welchen sich die Spaltöffnungen befinden, bleiben silberig,

indem hier die Luft nicht entweicht. Vor der letzten Wägung wurden die Blätter zwischen Fließpapier gründlich getrocknet, bis sie wieder ihre ursprüngliche graugrüne Farbe zeigten. Es ist klar, daß diese Wasseraufnahme seitens der Blätter für die Pflanze von größter Bedeutung sein muß, indem durch sie eine regelmäßige Wasserversorgung ermöglicht wird. Es kann so der im Gebiete während der heißen Jahreszeit allnächtlich auftretende starke Tau von der Pflanze ausgenützt werden. — Es fragte sich nun, durch welche Organe dem Blatte die Wasserzufuhr vermittelt wird, da eine Wasseraufnahme durch die ganze Blattfläche von vornherein nicht viel Wahrscheinlichkeit für sich hatte. Meines Erachtens sind es die beschriebenen »Doppelhaare«, welchen die Absorption des Wassers zukommt. Dafür sprechen folgende Tatsachen. Von den verschiedenen Trichomen, die das Blatt trägt, kommen zunächst die noch zu besprechenden Drüsenhaare, welche ein harziges Sekret ausscheiden, wohl nicht in Betracht; auch war es nicht wahrscheinlich, daß die Absorption durch die augenscheinlich dem Transpirationsschutz dienenden Büschelhaare mit einfachem Haarkörper erfolge. Um Klarheit zu gewinnen, wurden Aufsaugungsversuche mit Farblösungen vorgenommen. Leicht angewelkte Zweige wurden zu diesem Zwecke, wie früher beschrieben, in verdünnte Methylenblau- und Eosin-Lösungen getaucht, wobei sich folgendes herausstellte. Es färbten sich ausschließlich, jedoch sofort und sehr intensiv die aus Cellulose bestehenden äußeren Teile der Doppelhaare. Daraus folgt also, daß die Kutikula der letzteren für die Lösungen sehr leicht durchgänglich ist. Der innere Teil der Haare färbte sich allerdings erst nach längerer Zeit und auch dann nur sehr schwach. Immerhin ist es, da sonst nirgends am Blatte eine Färbung auftrat (ausgenommen an den ausgetretenen Harzmassen, welche besonders von Methylenblau gefärbt werden), am wahrscheinlichsten, daß diese Haare es sind, welche die Wasseraufnahme ermöglichen. Dazu möchte ich noch folgendes bemerken. Es ist ein auffallendes Zusammentreffen, daß gerade an den Stellen, wo sich die Doppelhaare befinden (Blattrand und größere Blattnerven), im Sommer einzig und allein größere Stärkemengen anzutreffen sind. Da die Stärkespeicherung aber, wie wir gesehen haben, so sehr von der Wasserversorgung abhängig ist, so liegt es wohl nahe, hier auch einen ursächlichen Zusammenhang zu vermuten, d. h. anzunehmen, daß die kräftige Assimilation an diesen Stellen eben deshalb erfolge, weil hier eine regelmäßige Wasseraufnahme stattfindet.

Es erübrigt noch, die am Blatte vorkommenden Drüsenhaare zu besprechen. Dieselben wurden bereits von De Bary[1]) und Solereder[2]) beschrieben und abgebildet, so daß ich mich hier kurz fassen kann. Sie be-

1) De Bary, Vergleichende Anatomie 1877, S. 99/100.

2) Solereder l. c. S. 92.

sitzen im allgemeinen keulenförmige Gestalt und bestehen aus einer großen Anzahl (ich zählte bis 25) übereinander gelagerter Zellen. Die unterste Zelle, welche zwischen den Epidermiszellen liegt, sowie weitere 2—3 Zellen sind verhältnismäßig plasmaarm und bilden ein allerdings nur wenig abgegrenztes Fußstück. Hierauf folgen zahlreiche sehr niedere Zellen, welche völlig von dichtem Plasma, in welchem sich große Zellkerne befinden, erfüllt sind. Das Ende des Haares bilden dann mehr oder minder langgestreckte Zellen, deren letzte zu einem Köpfchen anschwillt, welches das Haar abschließt. Zwischen der dünnen Wand dieser letztgenannten Zellen und der abgehobenen Kutikula findet sich das harzige Sekret, welches später durch einen Riß der Kutikula austritt. Die Harzmassen fließen herab und bleiben im Filze der Büschelhaare hängen, so daß dieser verklebt und so noch undurchlässiger wird.

Cistus monspeliensis L.

Wenn auch das Blatt von *C. monspeliensis* äußerlich ein wesentlich anderes Aussehen darbietet, als das von *C. villosus*, so ist sein anatomischer Bau doch ein so ähnlicher, daß auf eine genaue Beschreibung desselben hier nicht eingegangen werden soll. Betont zu werden verdient nur, daß auch hier sich die eigentümlichen Gruppen grüner Zellen an den Seiten der nach unten vorspringenden Nerven befinden, daß die Gruben, welche diese einschließen, hier kleiner und tiefer sind, und Spaltöffnungen ausschließlich in den letzteren vorkommen.

Eine eingehendere Besprechung ist nur für die verschiedenen, am Blatte auftretenden Trichome von nöten. Im allgemeinen treten hier im Gegensatze zu der früher beschriebenen Art die Büschelhaare gegen die Drüsenhaare zurück. Während das Blatt von *C. villosus* filzig bis wollig erscheint, ist das von *C. monspeliensis*, besonders auf der Oberseite, glänzendklebrig, manchmal geradezu lackiert[1]). Wie die Untersuchung lehrt, finden sich auf der Blattoberseite der letztgenannten Pflanze nur sehr selten Büschelhaare, dagegen in großer Menge Drüsenhaare von zweierlei Gestalt. Auf der Unterseite kommen überall zahlreiche Büschelhaare vor, dazwischen aber gleichfalls die noch näher zu beschreibenden Drüsenhaare, so daß auch hier eine starke Verklebung zustande kommt. Die einfachen Büschelhaare sind ähnlich gebaut wie die von *C. villosus*, doch sind sie kleiner und schlanker. Von den Drüsenhaaren seien zunächst die großen beschrieben, welche gleichfalls an die von *C. villosus* erinnern. Doch sind sie hier von flaschenförmiger Gestalt (Fig. 18). Das Haar gliedert sich in ein 2—3 zelliges Fußstück und den eigentlichen Haarkörper, an welchem wir einen Bauchteil und einen Halsteil unterscheiden können. Der erstere besteht aus einer

---

1) Vergl. Volkens, G., Über Pflanzen mit lackierten Blättern. Ber. d. deutsch. botan. Ges. Bd. VIII, 1890.

größeren Anzahl flacher Zellen, welche von dichtem grobschaumigem Plasma ganz erfüllt sind. In der Mitte der Zelle lagert der große Kern, um welchen Leukoplaste mit Stärkeeinschlüssen gelagert sind. Letzteres ist nur bei jungen Drüsenhaaren vor Austritt des Sekretes zu beobachten. Vermutlich bildet die Stärke einen Reservestoff, der bei der Sekretbildung aufgebraucht wird, doch handelt es sich kaum um autochthone Stärke, wie dies Haberlandt [1]) für *Pyrethrum balsamita* gefunden hat, da die Leukoplaste höchstens eine ganz schwach grünliche Färbung annehmen. Der Halsteil des Haares besteht aus Zellen, welche gegen die Haarspitze zu immer schmäler und länger werden und deren letzte auch hier mit einem Köpfchen abschließt. Nur zwischen den dünnen Cellulosewänden der Zellen des Halsteils und der sich ablösenden Kutikula findet sich das später austretende Sekret. Nach Entleerung desselben gehen die Drüsenhaare bald zugrunde und brechen ganz regelmäßig an der Grenze des Fußstückes und des Bauchteils ab, wobei sich ein eigentümlicher Vorgang abspielt. Am jugendlichen Drüsenhaar besitzen die Fußzellen eine Cellulosewand und einen deutlichen, doch nicht sehr starken plasmatischen Wandbeleg. Ist das Haar abgebrochen, so nimmt die oberste Fußzelle an Plasmagehalt zu, ihre Wand wird gänzlich kutinisiert und schließt unmittelbar an die nunmehr entwickelten Kutikularschichten der Epidermiszellen an (Fig. 19 und 20). Überdies treten in den unteren Fußzellen und den benachbarten Epidermiszellen große Cellulosepolster auf. Es kommt so zu einem festen Verschlusse der Abbruchsstelle, der einen Transpirationsverlust durch diese verhindert. — Außer den beschriebenen großen Drüsenhaaren treten noch kleine auf, welche mit einer Fußzelle dem Blatte entspringen, auf welche eine Stielzelle und ein meist 2zelliges ovales Köpfchen folgt. In der Außenwand des letzteren findet sich subkutikular das gleichfalls harzige Sekret. — Daß die ausgetretenen Harzmengen, welche das Blatt gleich einem Lacke überziehen, die Transpiration herabsetzen müssen, ist klar. Sie ersetzen hier das bei *C. villosus* und anderen *Cistus*-Arten auftretende filzige Haarkleid.

Schließlich muß noch der auch hier auftretenden Doppelhaare gedacht werden. Sie besitzen den gleichen Bau wie bei *C. villosus* (Fig. 17), treten auch an den gleichen Stellen, doch meist einzeln, seltener zu Büscheln, vereint auf. Um über ihre Entstehungsweise Klarheit zu gewinnen, wurden ganz junge 1—2 mm lange Blätter untersucht, welche folgendes zeigten. Die Haare besitzen an ihnen meist schon ihre endgültige Länge, sind aber einfach, zartwandig und besitzen einen lebenden plasmatischen Wandbeleg. Später beginnt sich die Wand zu verdicken und zwar von der Spitze aus, wobei die Verdickung sehr rasch fortschreitet, was aus dem seltenen Auftreten von Zwischenstufen erkannt werden kann. Die Basis des Haares bleibt dabei bis zu einer gewissen Höhe unverdickt. Während dieses Vor-

1) Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl. Leipzig 1904, S. 450.

ganges zieht sich das Plasma langsam von der Spitze zurück, indem es sich mit einer nackten Kuppe in das nunmehr leere Lumen des oberen Haarteiles vorwölbt. Dieses Zurückwandern dauert so lange, bis das Plasma in die Nähe der unverdickt gebliebenen Stelle gelangt. Hier stellt es seine Bewegung ein und grenzt sich mit einer zunächst dünnen, sich aber rasch verdickenden Wand ab, wodurch das scheinbare zweite innere Haar zustande kommt; bald darauf scheint das nunmehr dichte grobkörnige Plasma abzusterben. Es handelt sich hier also um eine Kappenbildung, welche mit der in den Bastzellen von *Nerium Oleander* beobachteten eine gewisse Ähnlichkeit besitzt.

Experimente wurden mit *C. monspeliensis* in bezug auf die Wasseraufnahme nicht vorgenommen.

Myrtus italica Mil.
(*Myrtus communis* Auct.)

Das Blatt dieses Strauches ist sehr dicht gebaut. Die obere Epidermis besitzt auch hier eine dicke Außenwand mit breiten Kutikularschichten (Fig. 23 u. 24). An den gleichfalls starken Außenwänden der unteren Epidermis, welche polsterförmig in das Zelllumen vorspringen, sind diese schwächer entwickelt (Fig. 21). Auf eine Schichte schmaler Palisaden folgen breitere, lockerer gestellte, hierauf ein Schwammparenchym, das aus ovalen, meist parallel zur Blattfläche gestreckten Zellen besteht; zu unterst finden sich wieder 1—2 Lagen kurzer Palisaden.

Spaltöffnungen treten nur auf der Blattunterseite auf. Die Schließzellen sind nicht eingesenkt und mit den Nebenzellen durch ein sehr auffallendes äußeres und ein inneres Hautgelenk verbunden. Die äußeren Kutikularleisten springen weit vor, die inneren sind nur schwach entwickelt (Fig. 21).

Am Blattrande tritt an Stelle der äußeren Palisaden ein dickwandiges Hypoderm auf. Die größeren Gefäßbündel besitzen starke Bastscheiden, doch sind Strebewände hier nicht entwickelt.

Mit einigen Worten soll nun auf die inneren Drüsen, besonders auf ihren Öffnungsapparat, eingegangen werden, da diesbezüglich genauere Angaben noch fehlen. Die Sekretbehälter von *Myrtus italica* (= communis) entstehen, wie Höhnel[1]) und Lutz[2]) gezeigt haben, aus einer Dermatogenzelle. Der Drüsenraum ist schizogenen Ursprungs. Im ausgebildeten Blatte findet man die Drüsen unter der oberen und unteren Epidermis. Sie sind meist von zwei, seltener von mehr Epidermiszellen bedeckt, welche sich in der Flächenansicht von den übrigen sofort dadurch unterscheiden, daß ihre

1) Höhnel, F. R. v., Anat. Untersuchungen über einige Sekretionsorgane der Pflanzen. Sitzber. K. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. LXXXIV, I. Abt. Nov.-Heft 1881.

2) Lutz, G., Über die oblito-schizogenen Sekretbehälter der Myrtaceen. Botan. Centralblatt Bd. 64, 1895.

Radialwände nicht wie die der letzteren gewellt, sondern gerade sind. Nur diejenigen Radialwände, mit welchen die Deckzellen, wie sie Haberlandt[1]) und nach ihm Porsch[2]) genannt haben, aneinander grenzen, sind unregelmäßig oder S-förmig gebogen und stark verdickt (Fig. 22). Über den Sekretbehälter selbst sei nur bemerkt, daß die Wandungen der Sekretzellen in ihrer äußersten Schicht verkorken (Fig. 23 u. 24), und daß derselbe von einer Art Schutzscheide umgeben ist, welche aus derbwandigen Zellen besteht, welche aber reichlich Chlorophyll enthalten.

Die den Deckel bildenden Epidermiszellen sind derart gebaut, daß sie, wie der Versuch zeigt, ein Austreten des Sekretes bei stärkeren Verbiegungen des Blattes ermöglichen. Dabei ist ein wesentlicher Unterschied zwischen den der oberen und der unteren Epidermis angehörenden Deckzellen nicht vorhanden. An Quer- und Längsschnitten (Fig. 23 u. 24) sieht man, daß den Außenwänden derselben über eine bald kürzere, bald längere Strecke die Kutikularschichten fehlen. Diese finden sich nur dort, wo die Deckzellen aneinander grenzen und setzen sich hier in eine breite, nach unten zu verschmälerte Kutikularleiste fort, welche die Mitte der Radialwand einnimmt. Die Kutikula nimmt über den nicht kutinisierten Stellen an Dicke ab, auch die Celluloseschichten der Außenwand sind hier dünner als die der benachbarten Epidermiszellen. Dasselbe gilt in noch höherem Maße für die Innenwände, welche an allen von mir untersuchten Drüsendeckeln viel dünner waren, als an den gewöhnlichen Epidermiszellen. Bezüglich der Dicke der Celluloseschichten der Deckzellen kann man sich insofern leicht täuschen, als sie sehr leicht verquellen, so z. B. bei Chlorzinkjodzusatz zu dicken Polstern anschwellen, was bei den übrigen Epidermiszellen nicht der Fall ist. Haberlandt, der in einer Fußnote seiner genannten Arbeit die Verhältnisse bei *Myrtus* zuerst kurz besprochen hat, fand an den Deckzellen dicke Innenwände. Die von ihm untersuchte Pflanze entstammte dem botanischen Garten der Universität Graz; ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß die unnatürlichen Vegetationsbedingungen dieses abweichende Verhalten bedingten.

Behandelt man Oberflächenschnitte mit Chlorzinkjod, so färben sich die Deckzellen nur dort, wo sie aneinander grenzen, wo sich also die erwähnten Kutikularleisten befinden, braun, im übrigen Teile aber blau, so daß sie sich von den übrigen ganz braunen Epidermiszellen deutlich abheben (Fig. 22a).

Wie man sieht, stimmt der anatomische Bau des Deckels bei *Myrtus* mit dem von Porsch für *Eucalyptus*-Arten beschriebenen im wesentlichen

1) Haberlandt, G., Über den Entleerungsapparat der inneren Drüsen einiger Rutaceen. Sitzber. K. Akad. der Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Klasse, Bd. CVII, Abt. I, Dez. 1898.

2) Porsch, O., Über einen neuen Entleerungsapparat innerer Drüsen. Österr. Bot. Zeit. 1903, No. 7 ff.

überein. Auch der Vorgang bei der Entleerung ist ein ähnlicher. Bei der Biegung des Blattes treten auf der konvexen Seite desselben Zugspannungen in der Epidermis auf, während die tief in das Innere des Blattes reichende, stark turgeszierende Drüse einem radialen Druck unterworfen wird. Infolge der Ausfüllung des Drüsenraumes mit Öl muß eine Drucksteigerung eintreten, wodurch die Zugspannung der Deckzellen noch weiter erhöht wird. Schließlich müssen diese wie auch die Sekretzellen reißen, erstere an den präformierten dünnwandigen Stellen, wobei die dicke, kutinisierte Radialwand als Stützmembran dient. Daß dem tatsächlich so ist, zeigt die Untersuchung vorher gebogener Blätter auf Quer- und Oberflächenschnitten.

Arbutus Unedo L.

Das Blatt des Erdbeerbaumes besitzt ausgesprochen bifazialen Bau. Die Epidermen sind ziemlich gleichartig und bestehen aus hohen, auf der Oberseite im Querschnitt fast palisadenartig erscheinenden Zellen. Die dicken Außenwände besitzen, besonders in der oberen Epidermis, kräftige Kutikularschichten, welche sich tief in die Radialwände fortsetzen; doch sind auch die Celluloseschichten hier sehr mächtig. Radial- und Innenwände sind stark verdickt.

Das Mesophyll besteht aus zwei Reihen Palisaden, an welche sich Sammelzellen von ähnlicher, aber breiterer Gestalt anschließen, und einem verhältnismäßig lockeren Schwammparenchym.

Die Spaltöffnungen, welche wieder nur auf der Blattunterseite auftreten, sind kaum eingesenkt, aber von einem knieförmig vorspringenden Kutikularwulst der Nebenzellen überragt (Fig. 25). Die Schließzellen zeigen ähnlichen Bau wie bei *Myrtus*; ein äußeres Hautgelenk ist auch hier sehr deutlich entwickelt.

Interessant sind die Einrichtungen, welche an alternden (vorjährigen) Blättern zum Verschluß der wahrscheinlich nicht mehr gut funktionierenden Spaltöffnungen getroffen werden. Ähnlich wie dies zuerst Schwendener[1]) an alternden Blättern zweier gleichfalls immergrüner Pflanzen, nämlich von *Camellia japonica* und *Prunus Laurocerasus* gefunden, und später Haberlandt[2]) bei *Pilea elegans* und *Tradescantia viridis* beobachtet hat, wachsen auch hier Zellen des Schwammparenchyms in die Atemhöhle und legen sich der Spaltöffnung dicht an (Fig. 26). Dabei können die wuchernden Zellen von der Spalte ziemlich weit entfernt sein und auch dann direkt auf sie zu wachsen, wenn diese nicht unmittelbar über ihnen liegt. Die Verstopfungszellen nehmen geradezu meristematischen Charakter an. Ihr Chlorophyllgehalt schwindet, sie sind von reichlichem trübem Plasma er-

1) Schwendener, S., Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Mon.-Ber. d Königl. Akad. d. Wiss. Berlin, Juli 1881.

2) Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl. 1904, S. 410/11.

füllt und besitzen ziemlich große Kerne. Während ihres Wachstums können in ihnen wiederholt Teilungen stattfinden, bis endlich die Spaltöffnung erreicht ist. Nun legt sich die oberste Zelle der letzteren so fest an, daß die Schließzellen im äußeren Hautgelenk nach außen gedreht werden. An der Berührungsstelle verdickt die wuchernde Zelle ihre Wand, ähnlich, wie dies HABERLANDT für *Pilea* angibt. Die beschriebene Verstopfungseinrichtung findet sich an vorjährigen Blättern bei sehr zahlreichen Spaltöffnungen.

Das mechanische System ist im Blatte nicht sehr stark entwickelt; doch besitzen die größeren Gefäßbündel beiderseits Bastbelege, an welche sich leitparenchymatische Zellen anschließen, welche im Querschnitt oberseits palisadenartig gestreckt, unterseits rundlich sind und verdickte Wandungen besitzen. Derart werden auch hier Strebewände gebildet, welche das Blatt von einer Epidermis zur anderen durchsetzen.

Olea europaea L.

Über die Anatomie des Blattes von *Olea* liegen bereits ausführlichere Beschreibungen vor; besonders PIROTTA[1]) und TSCHIRCH[2]) haben sich damit beschäftigt. Auch hier ist die Blattstruktur eine ausgesprochen dorsiventrale, wenn auch die Blätter an den Achsen ziemlich steil aufgerichtet sind. Das Blatt ist auf der Oberseite graugrün, etwas glänzend, auf der Unterseite infolge der zahllosen Schuppenhaare, welche Luft führen, silberglänzend.

Am Querschnitt fällt zunächst die bedeutende Dicke des Blattes auf, welche durch die große Zahl übereinander liegender Zelllagen bedingt wird. Die Epidermis der Blattoberseite ist kleinzellig (Fig. 29 u. 30). Die Zellen grenzen mit geraden, sehr dünnen Radialwänden aneinander, auch die Innenwände sind zart, dagegen die Außenwände enorm verdickt und fast in ihrer ganzen Dicke kutinisiert. Die untere Epidermis besitzt gleichfalls mächtige Außenwände, welche aber nur von einer, allerdings ungewöhnlich starken, gefältelten Kutikula bedeckt sind (Fig. 27 u. 28). Der Schutz der Blattunterseite gegen Austrocknung wird durch die zahlreichen Schildhaare bewirkt, welche übereinander greifen und so ein Dach bilden. Jedes dieser Haare besteht aus einem einzelligen Fußstück und dem vielzelligen Schild. Die Oberflächenansicht des letzteren ist bekannt[3]). Dagegen dürfte die genauere Beschreibung eines medianen Querschnittes durch ein Haar am Platze sein. Das Fußstück, welches so tief in die Epidermis eingesenkt ist, daß der Schild der Kutikula fast oder ganz aufliegt (Fig. 28), besteht aus einer gänzlich kutinisierten Zelle, welche unten einen Ringwulst besitzt und

1) PIROTTA, R., Contribuzione all' anatomia comparata della foglia, I. *Oleaceae*, Annali dell' Ist. bot. di Roma VI, 1885.

2) TSCHIRCH l. c.

3) Siehe SOLEREDER, H., Vergleichende Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart 1899, S. 591.

deren obere, an den Schild grenzende Wand von Tüpfeln durchsetzt ist, welche sich trichterförmig erweitern. Auch die Zellen des Schildes sind in ihrer dicken Außenwand und dünneren Innenwand bis auf eine äußerst zarte innerste Lamelle, welche sich mit Chlorzinkjod bläut, kutinisiert. Es ist klar, daß die Undurchlässigkeit der Membranen die Schutzfunktion der Haare wesentlich erhöht. Der Wasseraufnahme dienen die Schildhaare, wie Experimente gezeigt haben, nicht; schon die schwere Benetzbarkeit der Blattunterseite spricht dagegen. Der eigentümliche Bau der Fußzelle erklärt sich wohl phylogenetisch. Alle Oleaceen, ausgenommen *Olea*, besitzen nach Solereder (l. c.) Drüsenschuppen, welche ein ebenso gebautes Fußstück besitzen. Von solchen Drüsenhaaren sind jedenfalls die Schildhaare von *Olea*, welche im Jugendzustande nach Pirotta (l. c.) diesen sehr ähneln, durch Funktionswechsel abzuleiten.

Das Palisadengewebe des Blattes ist 3—5, das Schwammparenchym bis 10 und mehr Zelllagen hoch. Ersteres ist sehr regelmäßig und dicht gebaut (Fig. 29 u. 30); auf dasselbe folgen gleichfalls langgestreckte, lockerer stehende Sammelzellen und das eigentümliche Schwammparenchym. Die unterste Lage des Mesophylls zeigt wieder Palisadenform.

Das Durchlüftungssystem im Innern des Blattes, dem schon Tschirch seine Aufmerksamkeit zugewendet hat, ist sehr charakteristisch gestaltet. Betrachten wir zunächst die Interzellularen des Palisadengewebes (Fig. 29 u. 30) am Querschnitt, so sehen wir zwischen den obersten Lagen schmale langgestreckte Kanäle. Die unterste Palisadenschicht verhält sich bereits anders. Die nebeneinander liegenden Zellen sind hier nämlich nicht in ihrer ganzen Länge von einander getrennt, sondern es sind die Radialwände wiederholt für eine ganz kurze Strecke mit einander verbunden. Zwischen diesen Verbindungsstellen bleiben Lücken frei, die am Querschnitt als schmale Ellipsen erscheinen, in Wirklichkeit aber Kanäle vorstellen, welche zwischen den Zellen parallel zur Blattoberfläche verlaufen und stellenweise in größere Lufträume münden. Diese Gürtelkanäle, wie sie Tschirch genannt hat, treten dann in viel ausgesprochener Gestalt im ganzen Schwammparenchym bis zur unteren Epidermis überall dort an den Radialwänden und Zellecken auf, wo die Zellen enge aneinander grenzen. Hier sind es tatsächlich ziemlich weite Kanäle von elliptischem-kreisförmigem Querschnitt (Fig. 27 u. 30), welche wieder in größere Lufträume (Sammelräume nach Tschirch) münden. Der Zweck dieser eigentümlichen Einrichtung liegt, wofür sich schon Tschirch[1]) in seinen genannten Arbeiten ausgesprochen hat, jedenfalls darin, den Gasaustausch senkrecht zur Blattfläche, der direkt zu den Spaltöffnungen führt, einzuschränken, indem die wasserdampfführende Luft im Innern des Blattes erst durch kürzere oder längere Strecken parallel zur Oberfläche des Blattes hinstreichen muß.

1) Tschirch beobachtete Gürtelkanäle ferner bei australischen Xerophilen, *Kingia australis* und *Hakea suaveolens*.

Die Spaltöffnungen sind wenig eingesenkt (Fig. 27) und besitzen ein deutliches äußeres Hautgelenk. Die Bauchwand der Schließzellen wird von der Kutikula überzogen, welche oben in zwei Eisodialleisten ziemlich weit vorspringt, während die Hinterhofleisten nur schwach entwickelt sind. Das Vorhandensein eines durch die Schuppenhaare gebildeten windstillen Raumes auf der Blattunterseite hat anscheinend eine besonders xerophile Ausbildung des Spaltöffnungsapparates überflüssig gemacht.

Sehr stark und in eigentümlicher Weise ist das mechanische System des Blattes entwickelt. Die Elemente, aus denen es besteht, sollen im folgenden als Bastzellen bezeichnet werden, da sie mit solchen in allen wesentlichen Eigenschaften übereinstimmen. Es sind langgestreckte prosenchymatisch zugespitzte Zellen mit allseitig gleichmäßig stark verdickten Wandungen, welche spaltenförmige schief gestellte Tüpfel besitzen und ein sehr enges Lumen einschließen. Nach längerer Einwirkung von Chlorzinkjod färben sich die Zellen violett. Sie sind unverzweigt, manchmal an den Enden gegabelt, oder auch, wie später noch näher auszuführen sein wird, mit Zellarmen versehen. Ihre Länge ist eine beträchtliche. An Fasern, die mit Schultzes Mazerationsgemisch isoliert worden waren, konnte ich eine Länge von 2 mm und darüber messen. Die Bastzellen verlaufen zunächst, wie Oberflächenschnitte lehren, in großer Menge einzeln oder zu Gruppen vereint unter der oberen Epidermis. Sie folgen hier im allgemeinen der Längsrichtung des Blattes, besitzen aber einen derart gewundenen Verlauf, daß sie sich wiederholt treffen, dann wieder trennen und so Ovale zwischen sich einschließen. Stellenweise geht die Ausbauchung soweit, daß die Zellen eine Strecke lang fast senkrecht zur Längsrichtung des Blattes hinziehen. Die Oberflächenansicht zeigt daher ein unregelmäßiges Maschenwerk von Bastzellen. Eigentümlich verhalten sich die Zellenden. Sind diese einfach, so legen sie sich mit einer knieförmigen Biegung an einen der transversal verlaufenden Stränge an, oder sie wenden sich im Bogen zurück und verlaufen eine kurze Strecke in entgegengesetzter Richtung wie früher. Sind die Zellenden gegabelt, so krümmen sich die Gabeläste zangenartig gegen einander. Auf diese Weise wird ein sehr fester Verband, bezw. eine feste Verankerung der Bastzellen bewerkstelligt.

In großer Anzahl durchsetzen ganz gleichartig gebaute Bastzellen das Schwammparenchym. Ihr Verlauf ist hier ein vielfach gewundener, so daß sie lebhaft an das Mycel eines interzellular wuchernden parasitischen Pilzes erinnern. Im allgemeinen herrscht auch hier die Tendenz zur Entwicklung der Bastzellen in der Längsrichtung des Blattes, doch sind vielfach auch transversale und schräge Verbindungen vorhanden, so daß ein sehr kompliziertes unregelmäßiges mechanisches Gerüste zustande kommt, über dessen Anordnung man sich nur schwer orientieren kann. Den besten Einblick in die Verhältnisse gewinnt man noch, wenn man dickere Schnitte in Eau de Javelle aufhellt.

Es ist klar, daß die beschriebenen Bastzellen infolge des vorherrschenden Längsverlaufes im Blatte die Zugfestigkeit desselben in dieser Richtung und wohl auch seine Biegungsfestigkeit wesentlich erhöhen. Dem mechanischen Gerüste des Schwammparenchyms kommt aber noch eine weitere Funktion zu, welche wir erst besprechen wollen, nachdem wir die mechanische Verstärkung des Palisadengewebes ins Auge gefaßt haben. Nach Tschirch sollen radialgestreckte Strebezellen dasselbe durchziehen, welche sich oben an die subepidermalen Bastzellen, unten an die des Schwammparenchyms oder an die mechanischen Elemente der Gefäßbündel, respektive an diese selbst, anschließen. Solche selbständige Strebezellen habe ich niemals gefunden. Vielmehr kommt die mechanische Aussteifung des Palisadengewebes auf folgende Weise zustande. Wie man am besten an Längsschnitten sieht, entsenden die subepidermalen Bastzellen der Blattoberseite Arme in rechtem Winkel nach abwärts, welche meist bis an die untere Grenze des Palisadengewebes reichen und hier ziemlich stumpf enden (Fig. 29)[1]. Andererseits krümmen sich die im Schwammparenchym verlaufenden Bastzellen allmählich oder auch plötzlich nach aufwärts und dringen mit ihren Enden zwischen die Palisaden ein (Fig. 30). Hier reichen sie meist bis knapp unter die Epidermis; manchmal erreichen sie dieselbe nicht, manchmal wachsen sie noch weiter und legen sich an die subepidermalen Bastzellen an. Merkwürdig ist, daß ich nie ein umgekehrtes Verhalten der an der Aussteifung des Palisadengewebes beteiligten Zellen gefunden habe. Stets dringen von oben Zellarme, von unten Zellenden zwischen die Palisaden ein. Die Bastzellen des Schwammparenchyms scheinen sich überhaupt nicht zu verzweigen.

Betrachten wir die Funktion der in das Palisadengewebe ragenden Teile der mechanischen Zellen, so ist wohl einleuchtend, daß diese ein Kollabieren desselben verhindern sollen. Insofern sind sie also den Strebewänden, wie ich sie für andere immergrüne Blätter beschrieben habe, analog und als Strebezellen zu bezeichnen. Dies ist allerdings nicht ganz richtig, da es sich ja nur um Zellteile handelt. Übrigens ist ihre Funktion auch nicht die ganz gleiche, wie bei den geschilderten Strebewänden und den noch zu beschreibenden Strebezellen von *Phillyrea*. Denn diese reichen von einer Epidermis zur anderen und werden beim Austrocknen des Blattes auf Säulenfestigkeit beansprucht, während bei *Olea* die transversalen mechanischen Elemente, wie wir gesehen haben, das Blatt nicht in seiner ganzen Dicke durchsetzen. Der Schutz des Palisadengewebes kommt hier vielmehr derart zustande, daß die Palisadenzellen mit den zwischen ihnen verlaufenden Bastzellen seitlich fest verwachsen sind. Infolgedessen können sich die Palisadenzellen bei Wasserverlust nicht kontrahieren, da sich die Bastzellen nur unwesentlich verkürzen. Auf diese Weise wird eine Aussteifung des

1) Ähnliches bildet Pirotta (l. c.) für *Olea chrysophylla* ab.

Palisadengewebes auch ohne eigentliche Strebevorrichtungen bewerkstelligt. Das Schwammparenchym dagegen hat hier sein eigenes Stützgewebe, welches es vor dem Kollabieren bewahrt. Das beschriebene Maschenwerk von Bastzellen bildet ein festes Gerüst, zwischen welchem die damit verwachsenen Schwammparenchymzellen ausgespannt sind.

Bezüglich der Fibrovasalstränge ist nur wenig zu bemerken. Infolge des Auftretens der beschriebenen mechanischen Elemente werden stärkere Bastbelege an den Gefäßbündeln überflüssig. Das am Blattrand verlaufende Bündel besitzt einen von den übrigen abweichenden Bau. Das Leptom tritt hier bis auf wenige Elemente zurück und statt normaler Tracheiden sind hier zahlreiche kurze und weitlumige Speichertracheiden ausgebildet. Derart wird der Blattrand vor Austrocknung geschützt. Mechanisch ist er durch zahlreiche subepidermale Bastzellen und sehr stark verdickte Epidermen geschützt.

Phillyrea latifolia L.

Das Blatt dieser Oleacee nähert sich dem isolateralen Bau viel mehr als das von *Olea*. Alle Zellen des Mesophylls sind palisadenartig gestreckt (Fig. 31), doch sind die drei obersten Schichten am regelmäßigsten und dichtesten gestellt. Nur die zu den sehr deutlich ausgebildeten Leitparenchymscheiden der Gefäßbündel führenden Zellen weichen in ihrer Gestalt etwas ab.

Die Epidermen des Blattes sind ziemlich gleichartig, besitzen sehr dicke Außenwände und ziemlich dünne Innen- und Radialwände. Die Außenwand ist in ihrer ganzen Dicke kutinisiert, ferner finden sich kutinisierte Lamellen auch in den Radialwänden sowie den seitlichen Partien der Innenwände der oberen Epidermis.

Das Durchlüftungssystem besteht aus gewöhnlichen Interzellularen, nicht aus Gürtelkanälen. Die Spaltöffnungen sind wenig eingesenkt und besitzen sehr ausgeprägte äußere Hautgelenke, an welchen sich die Kutikularschichten bis auf einen dünnen Saum verschmälern, der dann über die Bauchwand der Schließzellen zieht, wobei er größere äußere und kleinere innere Leisten bildet.

Interessant ist auch hier das mechanische System im Blatte. Es treten, was von Pirotta (l. c.) übersehen wurde, auch hier isolierte Sklereiden auf, welche aber ganz anders beschaffen sind als bei *Olea* und den bei *Hakea Camellia* usw.[1]) beobachteten Säulenzellen ähneln. Es handelt sich hier um einzelne Sklerenchymzellen, welche das Blatt senkrecht zu seiner Fläche in großer Anzahl durchsetzen. In der Regel reichen diese Sklereiden von einer Epidermis zur anderen, manchmal auch von der oberen Epidermis bis zu einem Gefäßbündel. Die Zellen (Fig. 51) sind an ihrem oberen Ende meist stumpf unten dornartig zugespitzt und besitzen meist kurze, gleich-

1) Siehe Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl., 1904, S. 148/49.

falls dornartige Fortsätze. Die Wände dieser Zellen sind sehr dick, manchmal schwach geschichtet, verholzt und stellenweise von schmalen Tüpfelkanälen durchsetzt. Die Funktion dieser Zellen ist klar: es sind Säulen- oder Strebezellen, welche die Epidermen auseinander halten, so daß sich der Blattquerschnitt bei Wasserverlust nicht verändern kann.

Die Gefäßbündel — besonders die größeren — besitzen starke Bastbelege, und zwar treten Bastzellen zu beiden Seiten des Gefäßbündels, aber auch zwischen Hadrom und Leptom in großer Menge auf.

Auf der Blattunterseite finden sich zahlreiche kleine Köpfchendrüsen, die fast ganz in die Epidermis eingesenkt sind. Sie bestehen aus einem einzelligen Fußstück, das große Ähnlichkeit mit der Fußzelle des Schildhaares von *Olea* besitzt, und einem 12 oder 16 zelligen Köpfchen. Dieses scheidet nach Pirotta besonders in seiner Jugend ein harziges Sekret aus.

Viburnum Tinus L.

Über das Blatt dieses Strauches ist nicht viel zu sagen. Hervorzuheben ist, daß es das am wenigsten xerophil gebaute aller untersuchten Blätter ist.

Die Zellen der oberen Epidermis sind ziemlich hoch, nach außen vorgewölbt, allseits dickwandig und mit mäßig starken Kutikularschichten versehen; die der unteren Epidermis sind niederer, an Seiten- und Innenwänden reich getüpfelt und enthalten kleine Chloroplaste.

Das Palisadengewebe ist einschichtig und grenzt an ein ziemlich lockeres Schwammparenchym.

Die Spaltöffnungen (Fig. 32) sind nicht eingesenkt. Sie besitzen einen ziemlich weiten von den Eisodialleisten überwölbten Vorhof, wogegen ein Hinterhof kaum entwickelt ist. Äußere Hautgelenke sind sehr deutlich ausgebildet. Die ungemein zarte Wand der Nebenzellen unterhalb der Schließzellen kann in ihrer ganzen Ausdehnung als ein jedenfalls leicht bewegliches Gelenk betrachtet werden.

Mechanisch ist das Blatt nur wenig geschützt. Immerhin treten typische Strebewände, aus Bast und verdicktem Leitparenchym aufgebaut, an allen größeren Gefäßbündeln auf.

Auffallend ist schließlich das Vorkommen ungewöhnlich großer Drüsen von oxalsaurem Kalk im Schwammparenchym.

Ruscus aculeatus.

Die Phyllokladien dieser Pflanze haben soviel mit dem immergrünen Hartlaub gemeinsam, daß eine Besprechung ihres anatomischen Baues an dieser Stelle angezeigt erscheint, und zwar umsomehr, als der Mäusedorn eine der charakteristischsten Pflanzen des Mediterrangebietes darstellt.

Das Phyllokladium schließt sich in seiner äußeren Gestalt der *Myrtus*-Blattform an und ist isolateral gebaut.

Die Epidermen sind sehr kräftig. Ihre Außenwände besitzen mächtige Kutikularschichten, Radial- und Innenwände sind von zahlreichen Tüpfeln durchsetzt.

An die Epidermen schließt sich beiderseits assimilierendes Gewebe, dessen Zellen sich nur unter der Epidermis stellenweise der Palisadenform nähern, sonst aber rundliche Gestalt besitzen. Die Mitte des Phyllokladiums wird — abgesehen von den Gefäßbündeln — von großen annähernd kugeligen Zellen eingenommen. Diese sind zartwandig, besitzen einen dünnen Plasmabeleg ohne Chlorophyllkörner und einen großen Zellsaftraum. Man wird wohl nicht fehlgehen, wenn man in ihnen Wasserspeicher erblickt, wofür sich auch Reinke[1]) ausgesprochen hat. Ich möchte dazu bemerken, daß bei *Ruscus hypoglossum* und *R. hypophyllum* sich an gleicher Stelle ganz ähnliche Elemente befinden, welche aber, was Reinke übersehen hat, schwache netzartige Verdickungsleisten besitzen, so daß sie Speichertracheiden ähnlich werden.

Zwischen diesen Zellen liegen die Gefäßbündel, welche von mächtigen mechanischen Scheiden umgeben sind. Diese bestehen aus langgestreckten, prosenchymatischen Zellen mit stark verdickten und verholzten Wänden, in welchen massenhaft Tüpfel auftreten, so daß es wahrscheinlich wird, daß diese Elemente auch der Stoffleitung dienen.

Das Durchlüftungssystem besteht aus kleinen Interzellularen, welche zum Teil als Gürtelkanäle, ähnlich wie bei *Olea* ausgebildet sind. Eine besondere Eigentümlichkeit zeigen die Schließzellen. Im allgemeinen besitzen die Spaltöffnungen (Fig. 33) den für so viele Monokotylen charakteristischen Bau, sind wenig eingesenkt und mit einem deutlichen äußeren Hautgelenk versehen. Was sie aber wohl von allen bisher beschriebenen Spaltöffnungen unterscheidet, ist eine eigentümliche Teilung des Vorhofes, welche in folgender Weise zustande kommt. Die Kutikularschichten der Epidermis enden in der Nähe der Zentralspalte und bilden daselbst in den Vorhof vorspringende, im Querschnitt dreieckig-keilförmige Leisten (Fig. 33 u. 34). Über die Kutikularschichten zieht eine derbe Kutikula, welche die Bauchwände der Schließzellen ganz umkleidet. Über den beschriebenen Leisten nun, springt sie in Gestalt eines feinen Saumes beiderseits so weit vor, daß nur eine äußerst schmale Spalte dazwischen frei bleibt. Diese Kutikularsäume durchziehen den Vorhof in seiner ganzen Länge und teilen ihn so in zwei Etagen, welche nur durch die erwähnte schmale Spalte mit einander kommunizieren. Am Querschnitt erscheinen die Säume als feine Zipfel, die bald gegen einander geneigt, bald annähernd parallel nach aufwärts gerichtet sind oder auch etwas übereinander greifen. Es ist klar, daß wir es hier mit einer ganz auffallenden Transpirationsschutz-Einrichtung

1) Reinke, J., Die Assimilationsorgane der Asparageen. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, Bd. 31, 1898, S. 207 ff.

zu tun haben. Da es wissenswert erschien, ob diese ausschließlich den Phyllokladien dieser Pflanze eigen sei, oder auch andern Organen derselben zukomme, vielleicht auch bei den übrigen Rusceen nachzuweisen sei, wurden zunächst die die Phyllokladien tragenden Achsen von *Ruscus aculeatus*, dann auch die häutigen Tragblätter der Phyllokladien derselben Pflanze sowie die Phyllokladien von *Ruscus hypoglossum* L., *R. hypophyllum* L., *Danaë racemosa* (L.) Mönch und *Semele androgyna* (L.) Kunth. untersucht. Es stellte sich folgendes heraus. Die Spaltöffnungen der zylindrischen Achsen von *R. aculeatus* besitzen den gleichen Bau wie die der Phyllokladien. Die häutigen Tragblätter der letzteren besitzen Spaltöffnungen, welche wohl als funktionslose Erbstücke zu betrachten sind, da ihre innere Atemhöhle durch angrenzende Zellen verschlossen wird (Fig. 35). Bemerkenswert ist nun, daß sich die in Rede stehenden Kutikularsäume in Form eines winzigen Fortsatzes wenigstens an einigen Spaltöffnungen mit Sicherheit nachweisen ließen. Es gewinnt so den Anschein, daß es sich um ein sehr altes, hier rückgebildetes Merkmal handle. *R. hypoglossum* verhält sich insofern eigentümlich, als ich bei einigen Spaltöffnungen mit Sicherheit einen Kutikularsaum nachweisen konnte (Fig. 36), während er anderen Spaltöffnungen zu fehlen schien. Bei *R. hypophyllum* und *Danaë racemosa* war dies überall der Fall; dagegen zeigte *Semele androgyna* die erwähnten Leisten, wenn auch viel schwächer entwickelt als bei *R. aculeatus*, in allen Spaltöffnungen (Fig. 37). Ob es sich hier und bei *R. hypoglossum* um ein rückgebildetes Merkmal oder um eine phylogenetische Vorstufe handelt, muß unentschieden bleiben; doch wird man den kleinen Vorsprüngen hier kaum eine besondere Funktion zusprechen können.

Mit einigen Worten seien schließlich die annähernd zylindrischen Achsen von *R. aculeatus* besprochen. Sie besitzen im wesentlichen gleichartige Epidermen und Spaltöffnungen wie die Phyllokladien, darunter in wenigen Lagen rundliche Assimilationszellen, und bestehen fast in ihrer ganzen Dicke aus einem zentralen mechanischen Strang. Dieser ist aus den gleichen Elementen wie die mechanischen Scheiden der Gefäßbündel in den Phyllokladien zusammengesetzt und enthält auch hier die zahlreichen Gefäßbündel. Durch die erwähnten Sklereiden wird die außerordentliche Festigkeit und Starrheit der ganzen Pflanze bedingt.

Schlußbemerkungen.

Die anatomischen Einrichtungen der untersuchten Blätter werden durch die beschriebenen klimatologischen Verhältnisse verständlich. Die geschilderten Transpirations- und Assimilationsverhältnisse stehen damit natürlich im engsten Zusammenhange.

Ein extrem xerophiler Bau, wie ihn z. B. nach VOLKENS[1]) die Wüsten-

1) VOLKENS, G., Die Flora d. ägypt.-arab. Wüste. Berlin 1887.

pflanzen besitzen, war für die immergrünen Gewächse nicht zu erwarten. Denn während die ersteren fast das ganze Jahr hindurch unter gleichen klimatologischen Verhältnissen, einer kontinuierlichen Trockenheit, stehen, müssen diese gleichzeitig den verschiedensten klimatologischen Bedingungen angepaßt sein. Diese Tatsache ist es, welche für ihren anatomischen Bau bestimmend wurde. Xerophile Ausbildung ist natürlich zur Überdauerung der Sommerdürre von nöten, andererseits wäre es nicht vorteilhaft, wenn durch sie eine völlige Ausnützung der ungemein günstigen Vegetationsbedingungen des Frühjahrs und auch des Herbstes unmöglich gemacht würde. Es muß also im anatomischen Bau der Blätter ein Kompromiß zustande kommen, das den verschiedenen Außenbedingungen Rechnung trägt.

Betrachten wir vor allem die Spaltöffnungen, so sehen wir, daß diese im allgemeinen nicht auffallend, oder auch gar nicht, durch Einsenkung usw. geschützt sind. Sie stehen derart — wie auch die ermittelten Transpirationszahlen lehren — unter günstigen äußeren Umständen einer ausgiebigen Transpiration und damit Assimilation nicht im Wege. Doch ist ihnen durch die fast ausnahmslos vorhandenen, stets sehr deutlich ausgeprägten Hautgelenke eine weitgehende Beweglichkeit gesichert. Sie können daher, wie wieder die Experimente zeigen, sehr rasch und fest geschlossen werden. Sind die Spaltöffnungen aber einmal geschlossen, so verhindern die stets derben, stark kutinisierten oder auch verholzten Epidermisaußenwände einen stärkeren Wasserverlust. Tritt dieser dennoch während der Sommerdürre ein, so kommt eine weitere, fast allen immergrünen Hartlaubblättern charakteristische Einrichtung zur Geltung. Es sind dies die Strebewände und Strebezellen, welche ein Einsenken und Welken der Blätter verhindern, indem sie deren Querschnittsform erhalten.

Botanisches Institut der Universität Graz. Oktober 1906.

Verzeichnis der Abbildungen.

Quercus Ilex L.

Fig. 1. Spaltöffnung. Medianer Querschnitt. Vergr. 1500.
Fig. 2. Dasselbe. Polarer Querschnitt. Vergr. 1500.
Fig. 3. Dasselbe. Längsansicht. Vergr. 1500.

Quercus Suber L.

Fig. 4. Spaltöffnung. Medianer Querschnitt. Vergr. 1500.

Osyris alba L.

Fig. 5. Spaltöffnung des Blattes. Medianer Querschnitt. Vergr. 1000.
Fig. 6. Dasselbe. Polarer Querschnitt. Vergr. 1000.
Fig. 7. Spaltöffnung der Achse. Medianer Querschnitt. Vergr. 1000.

Laurus nobilis L.

Fig. 8. Stärkeverteilung in der oberen Epidermis im April nach Behandlung mit Jodwasser. Oberflächenansicht bei Einstellung auf den Zellgrund. Vergr. 625.
Fig. 9. Dasselbe in der unteren Epidermis. Diese von innen betrachtet. Vergr. 625.
Fig. 9a. Stärkekörner der Epidermen. Vergr. 1500.
Fig. 10. Untere Epidermis mit zwei Spaltöffnungs-Nebenzellen nach Behandlung mit Schwefelsäure. Oberflächenansicht. Vergr. 625.
Fig. 11. Spaltöffnung nach Behandlung mit Eau de Javelle und Chloroform. Vergr. 1000.
Fig. 12. Blattquerschnitt mit Strebewand. Vergr. 370.

Ceratonia Siliqua L.

Fig. 13. Spaltöffnung. Medianer Querschnitt. Vergr. 1000.

Pistacia Lentiscus L.

Fig. 14. Spaltöffnung. Vergr. 1000.
Fig, 15. Dasselbe. Vergr. 1500.

Rhamnus Alaternus L.

Fig. 16. Spaltöffnung. Vergr. 1000.

Cistus monspeliensis L.

Fig. 17. Einzelnes Doppelhaar. Vergr. 370.
Fig. 18. Drüsenhaar eines jungen Blattes. Vergr. 1000.
Fig. 19 u. 20. Fußstücke abgefallener Drüsenhaare. Vergr. 625 u. 1000.

Myrtus italica Mill.

Fig. 21. Spaltöffnung. Vergr. 1000.
Fig. 22a. Zweizelliger Drüsendeckel nach Behandlung mit Chlorzinkjod. Die sich blau färbenden Partien sind dunkel gehalten. Vergr. 625.
Fig. 22b. Vierzelliger Drüsendeckel. Oberflächenansicht. Vergr. 625.
Fig. 23 u. 24. Querschnitte durch Drüsen der Blattoberseite. Vergr. 625.

Arbutus Unedo L.

Fig. 25. Spaltöffnung eines diesjährigen Blattes. Vergr. 625.
Fig. 26. Dasselbe an einem alten Blatt mit Verstopfungseinrichtung. Vergr. 370.

Olea europaea L.

Fig. 27. Spaltöffnung. Vergr. 1000.
Fig. 28. Querschnitt durch ein Schuppenhaar. Die Enden desselben fehlen. Die kutinisierten Partien sind dunkel gehalten. Vergr. 1000.
Fig. 29 u. 30. Oberer Teil eines Blattquerschnittes. Vergr. 370.

Phillyrea latifolia L.

Fig. 31. Blattquerschnitt mit Strebezelle. Vergr. 370.

Viburnum Tinus L.

Fig. 32. Spaltöffnung. Vergr. 1000.

Ruscus aculeatus L.

Fig. 33. Spaltöffnung eines Phyllokladiums. Vergr. 1000.
Fig. 34. Vorhof eines solchen. Vergr. 1500.
Fig. 35. Spaltöffnung eines Tragblattes der Phyllokladien. Vergr. 1000.

Ruscus hypoglossum L.

Fig. 36. Spaltöffnung eines Phyllokladiums. Vergr. 1000.

Semele androgyna (L.) Kunth.

Fig. 37. Spaltöffnung eines Phyllokladiums. Vergr. 1000.